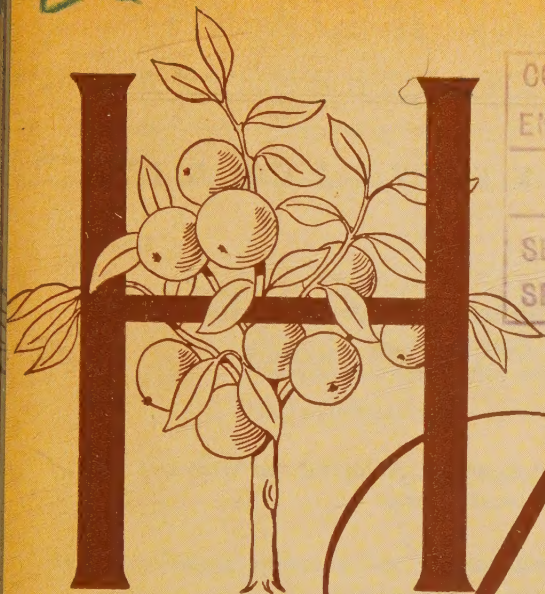


Exo R

1950, Heft 1



COMMONWEALTH INST
ENTOMOLOGY LIBRARY

21 APR 1950

SERIAL Em. 375 B
SEPARATE

Briefe

FÜR WISSENSCHAFT UND PRAXIS

VERÖFFENTLICHUNGEN DER

»Bayer« PFLANZENSCHUTZ-ABTEILUNG LEVERKUSEN

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

1. Dr. A. Herfs:
Studien an dem Steinnußborkenkäfer,
Coccotrypes tanganus Eggers
2. Teil: Die Soziologie von *Coccotrypes tanganus* 3
 2. Dr. W. Holz:
Freilandversuche mit E 605 zur Abtötung von Winter-
eiern einiger Obstbaumschädlinge 31
 3. Referat: Dr. G. Liebster:
„Ist die Winterspritzung entbehrlich?“ 37
-
-

Nachdruck gestattet



FARBENFABRIKEN BAYER

Verkauf Pflanzenschutz

LEVERKUSEN



85 Studien an dem Steinnußborkenkäfer,
Coccotrypes tanganus Eggers

2. Die Soziologie von *Coccotrypes tanganus*

Von Dr. Adolf Herfs

Der Unterschied zwischen den Geschlechtern von *Coccotrypes tanganus*

Die beiden Geschlechter von *Coccotrypes tanganus* sind deutlich, wenn auch nicht so auffällig, dimorph, wie z. B. beim Hirschkäfer, Nashornkäfer oder Vierhornkäfer und *Xyleborus spathipennis* Eichhoff (Hagedorn, 1913). Hat man sich aber mit unserem Objekt etwas vertraut gemacht, so kann man die Geschlechter selbst mit unbewaffnetem Auge unterscheiden. Einzelne Unterscheidungsmerkmale treten natürlich erst bei Vergrößerung — etwa 10fach — deutlich hervor (Abb. 1 u. 2). Der erste in die Augen fallende Unterschied liegt wohl in der verschiedenen Größe von Männchen und Weibchen. Das Männchen ist bedeutend kleiner und schwächer als das kräftige Weibchen. Messungen ergaben als Durchschnittslänge für das Weibchen 2,26 mm (95 ♀♀ bei 25° C) und für das Männchen 1,83 mm (49 ♂♂ bei 25° C). Die Länge des Männchens beträgt also durchschnittlich nur 81 % der Weibchenlänge. Auch schwankt die Länge bei den männlichen Käfern viel stärker als beim Weibchen. Für das Männchen beträgt das Minimum 1,5 mm, das Maximum 2,1 mm. Beim Weibchen maß das kleinste Tier 2,0 mm, das größte Tier 2,5 mm.

Eggers (1935) gibt als Käferlänge für *C. tanganus* 2 mm an. Dieses Maß entspricht etwa dem Minimum der Länge des Weibchens. Männchen erreichen selten die Länge von 2 mm. Da auch die übrigen Beschreibungen Eggers für das Weibchen zutreffen, ist wohl die Annahme berechtigt, daß Eggers nur Weibchen, aber keine Männchen bei seiner Erstbeschreibung vorgelegen haben.

Noch besser und genauer kommen die Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern gewichtsmäßig zum Ausdruck.

Es kamen je 110 Käfer zur Wägung, die im äußersten Falle vor 24 Stunden die Brutmine im Steinnußknopf verlassen hatten. Die Käfer — Weibchen wie Männchen — waren unter gleichen Bedingungen bei 25° C gezogen.

Wir erhielten beim Weibchen

für die Gewichtsstufe

0,90—1,00 mg
1,01—1,10 „
1,11—1,20 „
1,21—1,30 „
1,31—1,40 „
über 1,40 „

Zahl der Käfer

4 = 3,6 %
13 = 11,8 %
46 = 41,8 %
31 = 28,2 %
15 = 13,6 %
1 = 0,9 %

Im Durchschnitt wiegt ein Weibchen 1,25 mg.

Beim Männchen kamen

auf die Gewichtsstufe

unter 0,30 mg
0,31—0,40 „
0,41—0,50 „
0,51—0,60 „
0,61—0,70 „
0,71—0,80 „
0,81—0,90 „
0,91—1,00 „
über 1,01 „

Zahl der Käfer

1 = 0,9 %
5 = 4,5 %
4 = 3,6 %
15 = 13,6 %
20 = 18,2 %
26 = 23,6 %
22 = 20,0 %
12 = 10,9 %
5 = 4,5 %

Das Durchschnittsgewicht des Männchens beträgt 0,74 mg.

Das Männchen ist also durchschnittlich bedeutend leichter als das unter gleichen Bedingungen gezogene Weibchen, und zwar beträgt das Durchschnittsgewicht des Männchens nur etwa 59 % des weiblichen Durchschnittes.

Das leichteste Weibchen dieser Serie wog 0,75 mg, erreichte also gerade das Durchschnittsgewicht des männlichen Käfers. Der schwerste weibliche Käfer der Serie wog 1,41 mg. Der Unterschied zwischen Maximum und Minimum = 0,66 mg = etwa 47 % des Höchstgewichtes. Bei Wägung anderer Versuche stellten wir aber einige noch bedeutend leichtere Weibchen fest. Wir erhielten die Gewichtswerte: 0,48; 0,50; 0,60; 0,65 mg. Diese überaus kleinen und leichten Weibchen sind also nicht schwerer und größer als kleinere Männchen. Es handelt sich hier allerdings um Käfer, die als Larven nur unzureichend ernährt wurden. Es waren Tiere, die am Ende eines Versuches gefunden wurden, als der Steinnußknopf bis auf eine papierdünne Außenschicht völlig leergefressen war. Es entstehen dann also Hungerformen — Zwergformen, die nur 39—52 % des weiblichen Durchschnittsgewichtes wiegen und sogar noch wesentlich kleiner und leichter als männliche Durchschnittstiere sind — etwa 65—88 % des männlichen Durchschnittes (Abb. 1).

Das leichteste Männchen unserer Serie wog nur 0,14 mg, wiegt also nur 19 % des Männchendurchschnittes. Die schwersten Männchen wogen 1,12 mg, also fast 90 % des Weibchendurchschnittes. Der Unterschied zwischen Maximum und Minimum ist 0,98 mg = etwa 88 % des männlichen Höchstgewichtes. Die Gewichts- bzw. Größenunterschiede sind unter den Männchen also bedeutend größer als bei den Weibchen (Abb. 2).

Außer der Größe ist die Farbe des Käfers ein leicht wahrzunehmendes, aber ebenso wie die Größe kein ganz zuverlässiges Unterscheidungsmerkmal (Abb. 2). Das ausgefärbte Weibchen ist dunkelbraun, fast schwarzbraun, wie Eggers (1935) angibt, pechbraun. Das Männchen ist meist viel heller. Selbst

die dunkelsten Männchen sind nie so schwarz- bzw. pechbraun wie die Weibchen, sondern mehr rötlichbraun. Häufig sind die Männchen noch bedeutend heller, fast bräunlichgelb. Diese Stücke sind wohl nicht ganz ausgefärbt, obwohl ihr Chitin völlig erhärtet ist. Man findet nun auch derartig helle Weibchen. Bei diesen Tieren ist aber das Chitin nicht ganz erhärtet. Die hier geschilderten Unterschiede in Größe und Farbe bei den beiden Geschlechtern



Abb. 1. Größenunterschiede der Weibchen von *Coccotrypes tanganus*. Bei Nahrungsmangel treten Zwergformen auf. Links: normales Weibchen von 1,48 mg Gewicht, rechts: Zwergweibchen von 0,60 mg Gewicht. Beide Tiere wurden bei 25° C gezogen. 10 fach.



Abb. 2. Größenunterschiede der Männchen. Die Männchen zeigen sehr starke Größenunterschiede. Die Gewichte der abgebildeten Männchen betragen: 0,85, 0,62, 0,30 und 0,22 mg. Auffallend ist auch der Farbunterschied. Die Großformen der Männchen sind dunkelbraun und gleichen in der Färbung den Weibchen. Die Kleinformen sind dagegen ganz hellbraun und zeigen deutlich Hypogäenfärbung. Die Männchen wurden alle bei 25° C gezogen. 10 fach.

sind übrigens nicht gerade nur für *Coccotrypes tanganus* charakteristisch. So ist nach Eggers (1928) das Männchen von *Coccotrypes canariensis* Eggers „schmäler, schlanker und kleiner als das Weibchen und heller braun“. Länge: Weibchen 2 mm, Männchen 1,7 mm. Auch bei *Coccotrypes eggersi* Hagedorn ist nach Hagedorn (1904) das Männchen viel kleiner als das Weibchen. Das Männchen ist nur 1,5 mm, das Weibchen dagegen 2,5 mm lang. Ebenso ist bei *Coccotrypes dactyliperda* Fabricius das Männchen „viel kleiner, heller gefärbt“ als das Weibchen (Hagedorn, 1913). Ähnliche Verhältnisse, was die Größenunterschiede der Geschlechter angeht, kennt man auch bei verwandten Gattungen, so z. B. bei vielen Xyleborus-Arten. Bei *Xyleborus fornicatus* Eichhoff ist das Weibchen 2,5 mm lang und pechschwarz. „Das Männchen ist klein, 1,4 mm

lang, länglich hellgelb bis hellbraun“ (Hagedorn, 1913). Bei *Xyleborus morstatti* Hagedorn ist das Weibchen schwarz und 1,5—1,8 mm lang. Das Männchen ist hell pechbraun bis dunkel gelbbraun und nur 0,8—1,0 mm. Auch bei dem berüchtigten Schädling der Kaffeekulturen, dem Kaffeebeerenkäfer, *Hypothenemus hampei* Ferr. ist das Männchen viel kleiner als das Weibchen. Es ist flügellos und verläßt die Beere nicht, in der es entstand (Kleine, 1932). Andererseits sind bei der Gattung *Dactylotrypes*, die der Gattung *Coccotrypes* sehr nahesteht, die beiden Geschlechter in Form und Größe durchaus gleich. Auch das Zahlenverhältnis der Geschlechter ist bei der darauf untersuchten Art *Dactylotrypes uytenboogaarti* Eggers, annähernd gleich (Eggers, 1927). Ebenso sind bei *Hypothenemus coffeae* Hagedorn, im Gegensatz zu der nahverwandten Art *Hypothenemus hampei*, die beiden Geschlechter gleich groß und „äußerlich nicht voneinander zu unterscheiden“ (Hagedorn, 1913). Auch in der Körperform bestehen zwischen Männchen und Weibchen Unterschiede, die bei einiger Übung schon mit bloßem Auge eine Unterscheidung der Geschlechter ermöglichen. Der Körper des Weibchens ist länglicher, der Rücken geradlinig und flacher als beim Männchen (Abb. 3 und 4). Das Männchen ist nicht nur

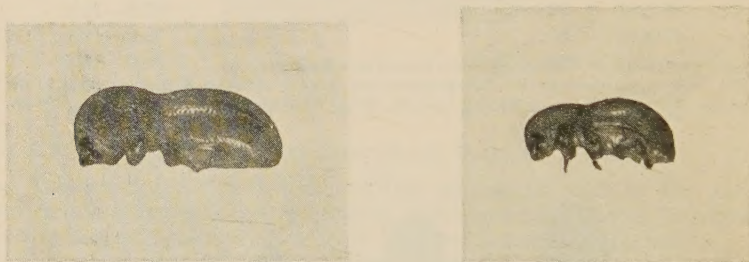


Abb. 3 und 4. Geschlechtsdimorphismus bei *Coccotrypes tanganus*.

Neben dem deutlichen Unterschied in der Größe ist auch die Form des Körpers beim Männchen etwas anders als beim Weibchen. Beim Weibchen ist die Rückenlinie langgestreckt, beim Männchen ist sie kürzer und der Absturz schroffer, er nähert sich fast einem rechten Winkel. Auch verläuft der untere Flügelrand beim Weibchen fast gerade, beim Männchen dagegen stark gebogen. Das Weibchen trägt große fazettenreiche Augen. Das Männchen hat dagegen nur fazettenarme Augen. Um diesen Unterschied zu zeigen, wurde für das Weibchen ein helles, noch nicht ausgefärbtes Exemplar gewählt. Dadurch wird aber der Färbungsunterschied (wie ihn Abb. 1 und 2 zeigen) nicht deutlich. 10 fach.

im allgemeinen kleiner, sondern auch kürzer und der Rücken etwa leicht eiförmig gewölbt. Der Absturz fällt beim Männchen steiler ab als beim Weibchen, und die Linie, die durch den Außenrand der Flügeldecken gebildet wird, verläuft beim Männchen zu einem stark abfallenden Bogen zur Flügeldecken spitze, während beim Weibchen diese Linie ziemlich geradlinig verläuft.

Auch ist die Form des Halsschildes beim Weibchen und Männchen verschieden. Beim Weibchen ist die Länge des Halsschildes nicht größer als die Breite, gemessen am Basalrand des Halsschildes. Auch verschmälert sich das Halsschild nach vorne zum Kopf zu nur wenig und allmählich, während beim Männchen das Halsschild sich nach vorn zu sehr merklich verschmälert. Auch ist die Länge des Halsschildes meist etwas größer als die Breite — am Basalrand gemessen. Die Behaarung des Männchens scheint dichter und im Vergleich zur Körpergröße länger zu sein als beim Weibchen. Jedenfalls fällt sie beim Männchen stärker auf als beim Weibchen. Die dichtere Behaarung und die stärkere Verjüngung des Halsschildes nach vorn beim männlichen Käfer gegenüber dem Weibchen kommt auch bei anderen *Coccotrypes*arten vor, so

z. B. bei *Coccotrypes dactyliperda* Fbr. (Reitter, 1894). Übrigens sind bei *Coccotrypes tanguanus* Eggers bei beiden Geschlechtern die häutigen Flügel gleich gut entwickelt, während bei den Männchen von *Hypothenemus hampei* die häutigen Flügel fehlen.

Ein deutlicher Unterschied, an dem man leicht Männchen und Weibchen voneinander unterscheiden kann, liegt in der verschiedenen Größe der Facettenaugen bei beiden Geschlechtern. Die Weibchen haben große Augen mit zahlreichen Facetten, während die Männchen nur kleine schmale Augen mit wenigen Facetten besitzen. Bei der Auszählung von 20 Augen des Weibchens erhielten wir als Durchschnitt 90,4 Facetten auf ein Auge (Min. = 80, Max. = 94). Beim Männchen erhielten wir bei der Auszählung von 20 Augenpräparaten im Durchschnitt 29 Facetten (Min. = 21, Max. = 36). Das Männchen hat also nur ein Drittel der Facettenzahl des Weibchens. Interessant ist aber auch die Betrachtung der Schwankungen in der Zahl der vorhandenen Facetten beim Männchen und Weibchen. Bei oberflächlicher Betrachtung ist die Differenz von Maximum und Minimum zwar auffallend gleich. Beim Weibchen beträgt die Differenz Max. — Min. = 14, beim Männchen = 15. Berechnet man aber den Prozentsatz der Differenz von der Durchschnittsfacettenzahl bei Weibchen und Männchen, so ist die Differenz beim Weibchen nur 15,5 %, beim Männchen aber 51,7 % der Durchschnittsfacettenzahl. Aus diesen außerordentlich starken Schwankungen in der Facettenzahl beim Männchen kann man auf das Rudimentärwerden der Augen schließen. Eggers (1928) gibt von *Coccotrypes canariensis* Eggers auch an, daß das Männchen schmale Augen hat. Zeigt nun das Männchen morphologisch manche Eigentümlichkeit des Höhlenbewohners, so sind die häutigen Flügel des Männchens dagegen nicht rückgebildet, sondern durchaus wohl entwickelt. Doch haben wir nie ein Männchen fliegen sehen, was man beim Weibchen häufig und leicht beobachten kann. Im Gegensatz zu *Coccotrypes tanguanus* sind bei den Männchen von *Anisandrus dispar* F., *Xyleborus monographus* L. und *saxeseni* Rtzb., die häutigen Flügel verkümmert oder völlig rückgebildet (Escherich, 1923). Unflügel ist auch das kleine helle Männchen von *Hypothenemus hampei*, dem Kaffeebeerenkäfer. Natürlich läßt sich bei Präparation des Käfers, selbst am eingetrockneten Objekt, an dem Chitinskelett des männlichen Apparates das Geschlecht stets einwandfrei bestimmen. Der oben näher beschriebene Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern bei *Coccotrypes tanguanus* kommt in ähnlicher Ausbildung wie schon bei der Beschreibung hervorgehoben, bei anderen *Coccotrypes*-Arten und bei anderen verwandten Gattungen, z. B. bei *Xyleborus* vor. Andererseits muß aber betont werden, daß selbst bei der *Coccotrypes* nahverwandten Gattung *Dactylotrypes* und zwar bei *Dactylotrypes uyttenboogaarti* Eggers Männchen und Weibchen in Form und Größe ganz gleich sind und keinen Geschlechtsdimorphismus zeigen. Von einigen *Coccotrypes*arten sind übrigens bisher die Männchen noch unbekannt, z. B. bei *Coccotrypes pygmaeus* Eichhoff (Hagedorn, 1913). Manches Merkmal im Körperbau kennzeichnet das Männchen von *Coccotrypes tanguanus* als Bewohner dunkler, enger Höhlen, wie es die Gänge und Minen in der Steinnuß zweifellos darstellen. Vor allem weist die Rückbildung der Augen schon darauf hin. Auch der Gang des Männchens ist auf einer freien Fläche nicht nur langsam, sondern ziemlich unbeholfen. Beim geringsten Hindernis fällt das Männchen stets auf den Rücken und ist dann infolge der eiförmigen Wölbung des Hinterkörpers kaum mehr in der Lage, wieder auf die Beine zu kommen. Es scheint eben an das Leben in den engen Gängen und Höhlen der Fraßminen in der Steinnuß ganz angepaßt zu sein. Auch weist die lange dichte Behaarung wohl auf diese Lebensweise hin.

Bei einem Insekt, das eine so versteckte Lebensweise führt wie *Coccotrypes tanganus*, ist die Klärung der Lebensbedingungen außerordentlich schwierig. Schon Friedrichs (1925) hat bei einem anderen samenbewohnenden Borkenkäfer, dem Kaffeebeerenkäfer, *Hypothenemus hampei*, auf die großen Schwierigkeiten bei der Beobachtung des im harten Kaffeeseamen wohnenden Schädlings hingewiesen. Bei unserem Objekt, das nun in den steinharten Samen der Elfenbeinpalmern lebt, sind diese Schwierigkeiten noch unendlich größer. Da sich in den Versuchen in vielen Fällen die Verwendung von flachen Steinnußscheiben — besonders in Form von Knöpfen — sehr gut bewährte, konnten durch einfache Durchleuchtung des intakten Objekts mit einer stärkeren elektrischen Birne manche wertvollen Feststellungen gemacht werden, ohne den Verlauf des Versuchs zu stören oder gar zu unterbrechen (als Beispiele dafür mögen die Abbildungen 7, 10—17 usw.) dienen. In den meisten Fällen aber mußte das steinharte Nußmaterial vorsichtig abgeschliffen oder abgeschabt werden, um die Bruthöhle zu öffnen und untersuchen zu können. Man wird verstehen, daß derartige Untersuchungen ebenso schwierig wie mühevoll waren und große Geschicklichkeit erforderten, um das Tiermaterial in den Höhlen nicht zu beschädigen und zu verletzen. Wir wollen versuchen, die Ergebnisse unserer Versuche über die Oekologie und Soziologie von *Coccotrypes tanganus* möglichst im Zusammenhang zu schildern, wobei nochmals betont sei, daß unsere Darstellung sich aufbaut auf zahlreichen Einzelbeobachtungen, von denen jede meist das Ergebnis ganzer Reihen mühevoller Versuche war.

Das Einbohren des Mutterkäfers

Setzt man ein frisch geschlüpftes, befruchtetes Weibchen in eine Schale mit einem Dumnußknopf, so bohrt sich der Käfer meist bald (in 1—2 Tagen) in den Knopf ein. Das Einbohren selbst erfolgt sehr schnell; denn in 24 Stunden ist der Käfer häufig völlig in dem Knopf verschwunden. Von der Einbohröffnung aus sieht man nur noch das Hinterende des Käfers. Der weibliche Käfer bohrt sich in den meisten Fällen an etwas rauheren Stellen des Steinnußmaterials ein, die ihm bessere Angriffsmöglichkeiten für seine Mandibeln bieten. Solche Stellen sind an Dumknöpfen vor allem die Nählöcher (Abb. 8) oder an getragenen Knöpfen angestoßene oder beschädigte Stellen, von wo darum mit Vorliebe der Befall des Knopfes ausgeht. Polierte Stücke werden meist nicht gerne angegangen, doch auch nicht absolut gemieden. Glatte Stücke werden an den Stellen angegangen, wo sie z. B. einer rauheren Unterlage aufliegen. Liegt ein glattpolierter Steinnußknopf in einer Versuchsschale auf Filterpapier, so werden die Käfer sich rundherum in den Wulstrand, der dem Filterpapier aufliegt, einbohren, obwohl er glattpoliert ist. Der Käfer braucht beim Einbohren eben eine Unterlage, auf der er sich mit seinen Beinen fest abstemmen kann, wenn er seine Mandibeln wie ein Bohr- oder besser gesagt Raspelinstrument gegen die glatte Steinnußfläche fest ansetzt (Abb. 5—6). Will ein Käfer sich einbohren, so führt er häufig, auf dem Steinnußknopf sitzend, mit den Mandibeln, die er öffnet und schließt, das Material abtastende Bewegungen aus, wohl um zu versuchen, ob die Stelle zum Einbohren geeignet ist. Ist sie zu glatt, so hört er bald mit den tastend schabenden Mandibelnbewegungen auf und versucht an einer anderen Stelle sein Glück erneut. Hat der Käfer eine ihm zusagende Stelle gefunden, so bleibt er ruhig an dem Platz sitzen und schabt unermüdlich das Steinnußmaterial ab, so daß ein feines,

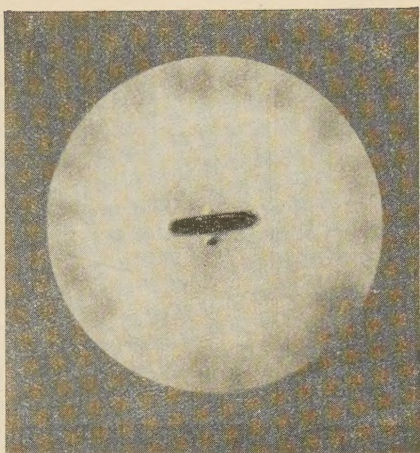
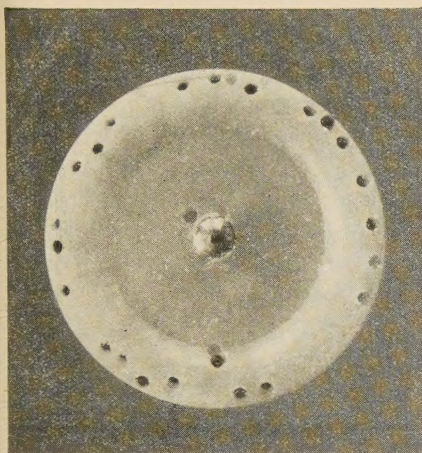


Abb. 5 und 6. Fraßbilder an einem Knopf aus amerikanischem Steinnußmaterial. Die Käfer haben sich ausschließlich in den dicken Wulstrand eingebohrt. 2fach.

Oberseite (auffallendes Licht)

Unterseite (durchfallendes Licht)

weißes Bohrmehl entsteht. Nach langstündiger rastloser Tätigkeit entsteht dann eine zunächst ziemlich flache Höhlung, die so auffallend regelmäßig ausgenagt ist, daß sie die Form einer völlig gleichmäßigen Kugelkalotte hat. Durch weiteres Ausnagen entsteht dann ein röhrenförmiger Gang, in dem das arbeitende Tier zuerst nur mit dem Kopf, dann mit dem Halsschild und endlich ganz verschwindet. Hat die Höhlung die Tiefe der Käferkopflänge erreicht, so hält sich der Käfer in der Höhle nur mit dem vordersten Beinpaar fest, deren bedornete Tibien er in der Gangöffnung einklemmt. Der ganze übrige Teil des Käfers ragt dabei frei in die Luft, und die Beine des zweiten und dritten bzw. nur des dritten Beinpaares liegen völlig untätig der Unterseite des Abdomens an. Bei der Bohrtätigkeit hält der Käfer minutenlang seine Stellung bei, dann wirft er das ausgebohrte Bohrmehl aus und ändert dann meist seinen Platz etwas, indem er bald eine Vierteldrehung nach rechts oder links ausführt und in der Stellung dann weiterbohrt. Es herrscht aber durchaus keine Regelmäßigkeit in dem Stellungswechsel, etwa in dem Sinne, daß der Käfer in langsamem, gleichmäßigem Rhythmus in Richtung des Uhrzeigers oder in entgegengesetzter Richtung im Bohrloch sich um seine eigene Achse dreht. Es herrscht weder nach Zeit noch Richtung ein Rhythmus in den Bewegungen des Käfers im Bohrloch. Um so mehr ist es zu bewundern, daß durch die Tätigkeit des bohrenden Käfers ein Gang entsteht von kreisrundem Lumen und kreisrunder Öffnung. Einmal wird nur eine Viertelwendung, bald eine Halb- oder Ganzdrehung nach rechts oder links oder nur eine Achtel- oder Sechzehntelbewegung gemacht. Ab und zu dreht sich der Käfer in einer Ganzwendung nach der einen Seite, macht aber gleich kehrt und führt nun eine Halbwendung nach der anderen Richtung aus, um dann ruhig sitzenzubleiben und seine Bohrtätigkeit wieder aufzunehmen. Für die Intervalle des Auswurfes von Bohrmehl beobachteten wir bei zwei halbeingebohrten Käfern die angeführten, aufeinanderfolgenden Zeiten (in Minuten):

- I. 12, 12, 10, 10, 6, 10, 8, 10, 12, 15, 19 Minuten.
- II. 7, 7, 14, 8, 6, 15, 17, 14 Minuten.

Soweit wir beobachten konnten, erfolgt das Auswerfen des Bohrmehls in der Art, daß der Käfer das Bohrmehl zunächst mit dem Kopf nach hinten unter die Unterseite des Körpers schiebt, wo es durch Schiebebewegungen der Beine weiter nach hinten transportiert wird und durch das dritte Beinpaar dann aus der Gangöffnung ausgeworfen wird. Manchmal macht der Käfer selbst eine Rückwärtsbewegung, so daß er fast zur Hälfte seines Körpers aus dem Bohrloch herauskommt. Gerade in diesen Fällen schien es so, als ob der Kopf das Bohrmehl nach hinten zur Gangöffnung hinschöbe. Der in etwa 24 Stunden angelegte Bohrgang ist etwas länger als der Käfer selbst und hat die Form eines Reagenzglases. Jedoch ist die Endkuppe leicht erweitert.

Die Brutpflege des Mutterkäfers

24 Stunden nach dem Einbohren beginnt der Käfer bereits mit der Eiablage. (Von 19 Versuchen war bei 8 nach 24 Stunden bereits ein Ei vorhanden, in 11 Fällen hatte noch keine Eiablage stattgefunden.) Die Larven schlüpfen bei 25° durchschnittlich nach 7 Tagen (Min. = 5, Max. = 9 Tage), Durchschnitt von 25 Versuchen. Das Muttertier verläßt nach der Eiablage die Bruthöhle nicht, sondern bleibt im Bohrgang sitzen, mit dem Kopf der Einische zugekehrt (Abb. 7). Nun erweitert sich durch den Fraß der Junglarven die Einische

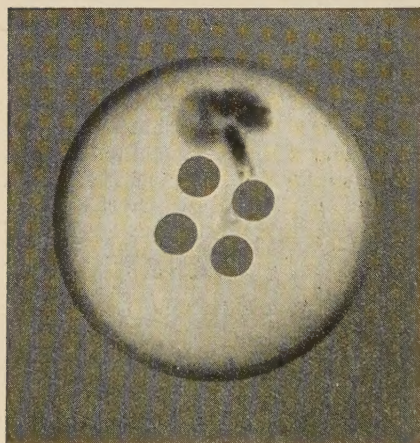


Abb. 7. Dummfußknopf, befallen von einem *Coccotrypes*-Käfer. Weiblicher Käfer im Bohrgang, Larven in der Bruthöhle, 1 Monat nach Ansetzen des Versuches bei 25°C. Aufnahme mit durchfallendem Licht. 2fach.

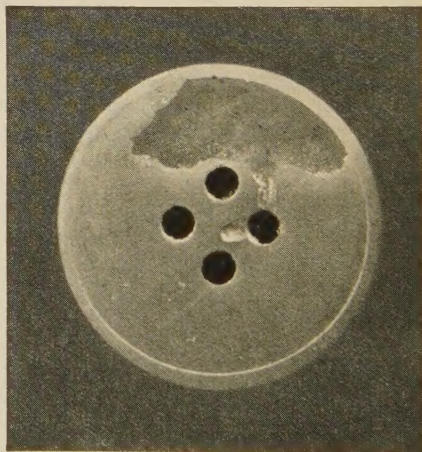


Abb. 8. Derselbe Knopf wie Abb. 7, später geöffnet. Die Bruthöhle ist inzwischen von den Larven erweitert worden. Aufnahme mit auffallendem Licht. 2fach.

zuerst fächerförmig. Sehr bald entsteht dann mit dem weiteren Wachsen der Larven ein zunächst noch kleiner Platzfraßgang. Das ganze Brutsystem gleicht in diesem Stadium einem chemischen Kochkolben (Abb. 10, Bild der sekundären Bruthöhle). Mit dem weiteren Wachstum der Larven wird auch die Bruthöhle immer größer (Abb. 11 und Abb. 12—17). Sie gleicht später in vieler

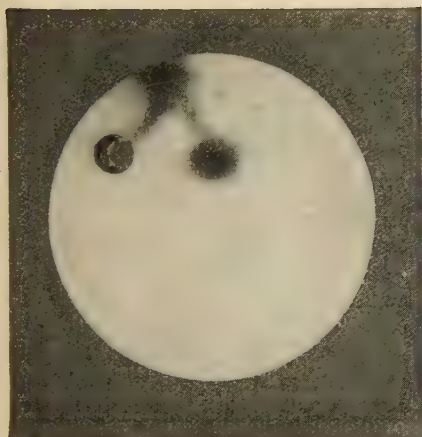


Abb. 10

Abb. 10. Dumnußknopf mit den Brutminen eines parthenogenetischen Weibchens im durchfallenden Licht. 2fach. Der jungfräuliche Mutterkäfer hatte sich am 14. 5. 40 eingebohrt. Am 10. 6. verließen zwei lebende Jungmännchen die Brutmine im Knopf. Am 13. 6. wurde wieder ein Jungmännchen ebenfalls lebend gefunden. Die Aufnahme zeigt zwei Brutminen mit je einem Muttergang, in dem jedesmal ein Käfer sitzt. Wie die Öffnung des Knopfes ergab, handelt es sich bei der vom Nähloch ausgehenden Mine um die primäre Bruthöhle, in der sich aus parthenogenetischen Eiern nur Männchen entwickeln. Das Weibchen kopulierte nun mit einem dieser Jungmännchen und bohrte dann den von der primären Bruthöhle ins Innere des Knopfes führenden zweiten Muttergang, der zur sekundären Bruthöhle führt, in der dann aus befruchteten Eiern sich weibliche Jungkäfer entwickelten. Nach unserer Feststellung ist der Käfer im Muttergang I ein Männchen. Das Tier im Muttergang II dagegen ist der nunmehr befruchtete Mutterkäfer.

Abb. 11

Abb. 11. Derselbe Steinnußknopf wie in Abb. 10 mit den Brutminen eines parthenogenetischen Weibchens im durchfallenden Licht. 8 Tage später aufgenommen. 2fach.

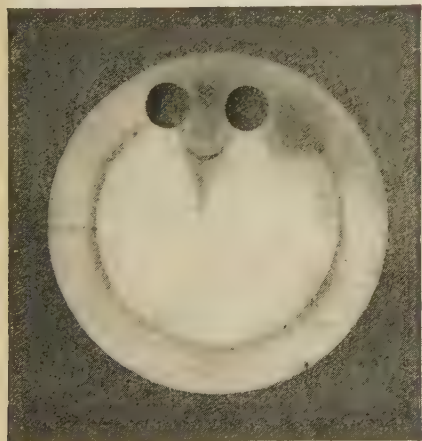
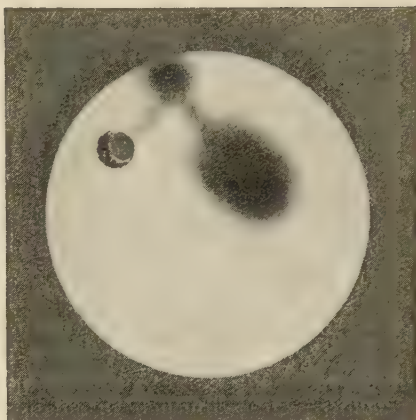


Abb. 12

Abb. 12 - 17. Die Bildung einer Sekundärbruthöhle durch ein brütendes Tochterweibchen, das ohne die primäre Bruthöhle zu verlassen, sich direkt einen neuen Brutgang in dem Dumknopf anlegt. 2fach. Abb. 12. Der Bogenstrich zwischen den exentrischen Nählöchern zeigt die Begrenzung der ursprünglichen primären Bruthöhle an, von der stiftförmig der Brutgang des Tochterweibchens in das Knopfinnere vorspringt. Rechts oben neben dem Nähloch, durch Kreislinie markiert, die Bruthöhle eines fremden Weibchens.



Abb. 13

Abb. 13. Die primäre Bruthöhle wächst immer mehr über den Bogenstrich hinaus und fusioniert mit der ebenso beträchtlich gewachsenen Bruthöhle des Fremdweibchens. Der Sekundärbrutgang des Tochterweibchens hat sich zu einer kochkolbenförmigen Bruthöhle erweitert.



Abb. 14

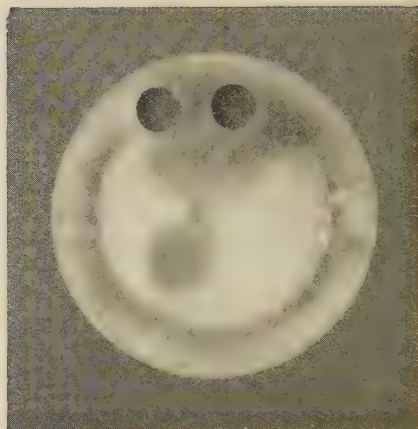


Abb. 15



Abb. 16

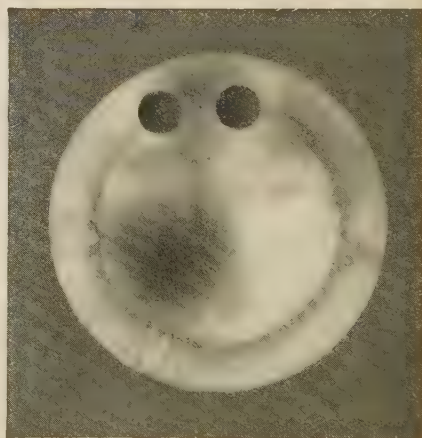


Abb. 17

Abb. 14—17 zeigen das schnelle Wachstum der Sekundärbruthöhle des Tochterweibchens, die in Abb. 17 dann mit der primären Bruthöhle des Mutterweibchens fusioniert. Auf Abb. 16 und 17 bezeichnet die dunkle strichartige Zeichnung mitten im Knopf die Stelle, wo das brütende Tochterweibchen sitzt.

Hinsicht der Platzmine eines Blattminierers. Während dieser ganzen Zeit bleibt der Mutterkäfer in dem Muttergang sitzen, den er gelegentlich wohl ab und zu verlassen kann, um in der Versuchsschale umherzulaufen. Bald sucht er aber die Bruthöhle wieder auf und nimmt den alten Platz im Muttergang wieder ein. Das Weibchen hält den Muttergang, der ja den Zugang bzw. die Verbindung der Bruthöhle mit der Außenwelt bildet, stets frei und sauber. Ab und zu wirft es Bohrmehl, Larvenkot, der vielfach mit Häutungsköpfen der Larven untermischt ist, nach außen aus. Dieser Auswurf stammt, wie seine Zusammensetzung deutlich erkennen läßt, aus der Bruthöhle selbst. Er wird wohl dann ausgeworfen, wenn durch die Wühltätigkeit der Larven

der Zugang zum Muttergang verstopft wird und damit die Gefahr des Luftabschlusses der Bruthöhle gegeben ist. Nach der Eiablage sitzt der weibliche Käfer außerordentlich fest in seinem Gang und läßt sich nur sehr schwer vertreiben. Man kann an diesem Faktum meist mit Sicherheit erkennen, ob der Käfer bereits Eier abgelegt hat oder nicht.

Der weibliche Käfer von *Coccotrypes tanguus* übt also direkt Brutpflege aus; denn 1. er verläßt nach dem Bau der Einische und nach der Eiablage die Eier nicht, sondern bleibt während des ganzen Brutverlaufes bei den Larven, bis die Käfer schlüpfen. 2. Wenn der Mutterkäfer auch die Brut nicht füttert, so sorgt er doch durch die Frei- bzw. Sauberhaltung des Mutterganges für die Verbindung zur Außenwelt, für Sauberkeit und Lüftung und verhütet so Schimmelsatz in der Bruthöhle. 3. Gleichzeitig verschließt der Käfer durch seine Anwesenheit im Muttergang auch wirksam die Bruthöhle und verhütet das Eindringen von Feinden und Bruträubern, ohne die Luft abzusperren. Andererseits wird auch die eigene Brut am Hinauslaufen gehindert.

Es entsteht nun die Frage, ob Larven von *Coccotrypes* sich ohne die Anwesenheit des Muttertieres entwickeln können oder nicht. Nach neueren Versuchen, bei denen der Mutterkäfer wenige Tage nach dem Einbohren durch Ausstechen getötet wurde, sind auch jüngere Larven in der Lage, sich ohne die Anwesenheit der Mutter zu entwickeln, und zwar bis zum Käfer.

Wohl beobachtet man, daß in diesen Fällen sehr häufig die Larven sich aus dem Muttergang auswühlen und dabei auch Eier mit auswerfen. Die aus der Bruthöhle ausgewanderten Larven und die ausgeworfenen Eier gelangen aber nicht zur Vollentwicklung, sondern gehen sämtlich nach einiger Zeit als junge und halberwachsene Larven ein. Nur große ausgeworfene Larven verpuppen sich bei genügend Feuchtigkeit auch außerhalb der Bruthöhle und ergeben normale Käfer. Sind die Larven noch nicht voll ausgewachsen, so verpuppen sie sich doch vielfach (Notverpuppung). Es entstehen dann sehr kleine Käfer.

Was nun die Larvenentwicklung angeht, so errechnet man die kürzeste Dauer nach unseren Versuchen für das Männchen auf 10, für das Weibchen auf 14 Tage. Die Puppenruhe beträgt im Durchschnitt (aus 151 Versuchen) für die Männchen 4,1 Tage, für die Weibchen 4,9 Tage (193 Versuche) bei 25° C. Die kürzeste Gesamtentwicklungsdauer (Entwicklung vom Ei bis zum Käfer) beträgt für die Männchen 21 Tage, für die Weibchen 26 Tage (bei 25° C). Vom Einbohren des Mutterkäfers an gerechnet, schlüpft das erste Männchen frühestens am 23. Tage, das erste Weibchen am 28. Tage.

Durchleuchtet man nun nach 23—28 Tagen die Bruthöhle, so kann man vielfach an den dunklen Schatten die fertig entwickelten Käfer in der Bruthöhle feststellen. Der Käfer bleibt stets so lange in der Brutmine, bis er völlig ausgefärbt ist. Später verläßt er die Bruthöhle durch den Muttergang, und man findet die Käfer in der Versuchsschale umherlaufend. Der auswandernde Jungkäfer bohrt sich nie ein besonderes Schlüpfloch aus der Bruthöhle, sondern verläßt diese stets nur durch den Muttergang. Mit wenigen Ausnahmen handelt es sich bei diesen umherwandernden Käfern um Weibchen. Die Männchen sind nicht nur bei den umherwandernden Käfern, sondern überhaupt sehr selten; denn wenn man auch die Bruthöhlen öffnet, so findet man stets — von einigen Ausnahmen, die eine besondere Erklärung erfordern, abgesehen — nur vereinzelte Männchen. Der Durchschnitt der Männchenzahl beträgt in unseren Versuchen bei 25° C (von insgesamt 2108 Käfern) 4,1 %.

Die umherwandernden Weibchen bohren sich sehr bald — meist in den ersten 24—48 Stunden nach Verlassen der Bruthöhle — in die Steinnuß ein und beginnen ohne Zögern gleich mit dem Brutgeschäft. Ein langer Reifungsfraß, wie man ihn bei anderen Borkenkäfern kennt, kommt also bei *Coccotrypes tanganus* nicht vor.

Aus den oben mitgeteilten Versuchen ergibt sich nun eine ganze Reihe interessanter und wichtiger Fragen.

1. Kommt bei *Coccotrypes tanganus* Parthenogenese vor?
2. Sind die umherwandernden oder sich einbohrenden Weibchen befruchtet oder nicht?
3. Wann und wo werden die Weibchen befruchtet?

Da in sämtlichen Versuchen die Zahl der Männchen außerordentlich niedrig ist (etwa 4 %), so liegt der Verdacht sehr nahe, daß bei *Coccotrypes tanganus* Parthenogenese vorkommt.

Kommt bei *Coccotrypes tanganus* Parthenogenese vor?

Zur Klärung dieser Frage isolierten wir ausgewachsene Larven und brachten sie zur Verpuppung. Jede Puppe wurde wieder streng einzeln gehalten. Die Käfer, die sich aus diesen Puppen entwickelten, wurden im Einzelversuch mit je einem Steinnußknopf angesetzt. Auf diese Weise führten wir nach zahlreichen Vorversuchen 130 Versuche genau durch. In allen diesen Versuchen bohrte sich das unbefruchtete Weibchen in der gleichen Weise ein, wie die jungen, umherwandernden Käfer. Das unbefruchtete Weibchen bohrt einen Muttergang, in dem es sich ebenfalls während des weiteren Verlaufes des Brutgeschäftes aufhält. Nach rund zwei Monaten — vom Einbohren des Mutterkäfers gerechnet — erscheinen in allen Versuchen mit unbefruchteten Weibchen Jungkäfer. Die Versuche verlaufen — wenigstens bei oberflächlicher Betrachtung — wie die oben geschilderten Versuche mit den aus der Bruthöhle ausgewanderten Weibchen. Es entwickeln sich in überwiegender Zahl Weibchen, daneben in geringer Zahl Männchen.

Aus diesen Versuchen geht eindeutig hervor, daß bei *Coccotrypes tanganus* Parthenogenese vorkommt. Jedes jungfräuliche Weibchen schreitet unter geeigneten Bedingungen unverzüglich zur Brut und erzeugt wie jedes befruchtete Tier normale Käfer. Da stets Weibchen und Männchen auftreten, liegt nahe, bei *C. tanganus* amphitoke Parthenogenese anzunehmen. Diese Annahme ist aber, wie eine sorgfältige biologische Analyse zeigt, durchaus irrig. Das Verhalten der Tiere im parthenogenetischen Versuch weicht auch in vieler Hinsicht von dem des befruchteten weiblichen Käfers ab und zeigt ganz charakteristische Besonderheiten, die man beim befruchteten Tier nie findet. Zwar bohrt, wie wir schon sahen, auch das jungfräuliche Weibchen einen Muttergang und legt an seinem Ende in der Einische seine Eier ab (Abb. 9). Im weiteren Verlauf zeigt es sich aber nun, daß die Bruthöhle im Vergleich zu der des befruchteten Weibchens auffallend klein bleibt, wie es besonders deutlich wird, wenn man den Steinnußknopf mit der Brutmine durchleuchtet. Abb. 10 und Abb. 11 zeigen die Unterschiede in der Größe der Bruthöhle beim jungfräulichen und befruchteten Käfer klar und überzeugend. Öffnet man nach 24 Tagen die Bruthöhlen der jungfräulichen Käfer, so findet man stets nur eine sehr geringe Nachkommenschaft: 2—7 Tiere, im Durchschnitt etwa

3—4. Die ganze Nachkommenschaft besteht nun interessanterweise ausnahmslos aus Männchen. In dieser kleinen Bruthöhle des jungfräulichen Weibchens werden also nur männliche Käfer erzeugt. Wo kommen denn nun die weiblichen Nachkommen her, die doch auch beim jungfräulichen Käfer in bedeutend größerer Zahl auftreten als die Männchen? Es sei hier besonders betont, daß das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei den Nachkommen des parthenogenetischen Weibchens ein anderes ist als beim befruchteten Käfer. Beim befruchteten Weibchen traten bei 25° C 4,1 % Männchen auf, beim unbefruchteten Käfer dagegen (von 2006 Käfern 175 ♂♂) 8,7 %, also über das Doppelte. Ein weiterer Unterschied, der erst bei genauer Durchsicht der Versuchsprotokolle auffällt, liegt darin, daß die weiblichen Nachkommen im Parthenogeneseversuch erst nach rund zwei Monaten (frühestens nach dem 47. Schlüpf-tag, d. h. nach Ablauf einer zweiten Brutperiode) erscheinen. Vor diesem Termin treten ausnahmslos nur einzelne Männchen auf. Das spricht dafür, daß die weiblichen Nachkommen aus einer zweiten Generation stammen. Ein genaues Studium der weiteren Entwicklung der Bruthöhle zeigt nun folgendes: Statt eines weiteren Wachsens der kleinen Bruthöhle beobachtet man, daß von dieser ausgehend — nach etwa einem Monat, d. h. nach Ablauf der ersten Brutperiode — ein zweiter Gang entsteht, an dessen innerem Ende sich eine zweite Bruthöhle entwickelt, die schnell und dauernd wächst. Bald hat die zweite Höhle die erste Bruthöhle an Umfang wesentlich überholt (Abb. 10—11). Beim Durchleuchten sieht man in dem zur zweiten Bruthöhle führenden Gang (dem sekundären Muttergang) einen Käfer sitzen. Öffnet man nun diese sekundäre Bruthöhle, bevor darin Käfer auftreten, so kann man feststellen, daß der Käfer im Muttergang das ursprüngliche, jungfräuliche Weibchen ist, welches das leere erste Brutsystem verlassen hat und in den Sekundärgang übergesiedelt ist, der zur stark von Brut besetzten zweiten Larvenhöhle führt. In dieser zweiten Bruthöhle entwickeln sich nun auch die



Abb. 9

Die Bruthöhle eines parthenogenetischen Weibchens wurde am 19. Tage nach dem Einbohren des Käfers geöffnet. Es wurden eine Puppe und 1 erwachsene Larve gefunden. 5 fach.

zahlreichen Weibchen, die wir stets in den Versuchen mit jungfräulichen Weibchen fanden, wie wir uns durch das Aufbrechen der Sekundärhöhle einwandfrei überzeugen konnten.

Wie sind nun die geschilderten Befunde zu deuten? Das parthenogenetische Weibchen erzeugt in der ersten Bruthöhle (der Primärhöhle) nur einige wenige Männchen. Mit einem von diesen, vielleicht sogleich dem ersten geschlüpften Männchen, kopuliert die jungfräuliche Mutter. Die übrigen Männchen verlassen entweder die Bruthöhle oder werden von dem Mutterkäfer aufgefressen. Man findet nämlich häufig in diesen Versuchen in dem ausgeworfenen Bohrmehl Fragmente von männlichen Käfern (Flügeldecken, Beine usw.). Häufig ist nur der Hinterleib abgefressen und das Kopf- und Bruststück erhalten. Ja, wir fanden sogar ausgeworfene Männchen, denen bei lebendigem Leibe der Hinterkörper abgefressen war. Trotz der schweren Verstümmelung lebten sie noch. Dieser eigenartige Kannibalismus, bei dem die Männchen von den Weibchen — meist von den eigenen Müttern — aufgefressen werden, kommt auch in den Versuchen mit befruchteten Weibchen vor. Selten scheint dagegen ein schwächeres Weibchen den kannibalistischen Gelüsten seiner Mutter oder seiner Schwestern zum Opfer zu fallen.

Das jungfräuliche *Coccotrypes*-Weibchen zieht sich also zunächst mit einem gewissen Überschuß — wohl als Sicherheitsfaktor — aus der eigenen Nachkommenschaft einen Gatten heran. Die auswandernden Männchen dringen in andere Bruthöhlen ein und können bei starkem Männchenmangel als Ausgleich dienen. Warum aber frißt die Mutter so häufig ihre eigenen Söhne? Wahrscheinlich liegt hier ein ähnlicher Fall vor wie bei den Ameisen, wo die junge Königin bei der Gründung des Nestes in der ersten Zeit auch einen Teil ihrer eigenen Eier verzehrt (Escherich 1917). Wahrscheinlich soll hierdurch beim *Coccotrypes*-Weibchen, bevor es zur zweiten großen Brut schreitet, der Eiweiß- und Energieverlust, den die erste parthenogenetische Brut verursacht hat, ausgeglichen werden. Überhaupt hat das brütende Weibchen für die Eiblage einen gesteigerten Bedarf an eiweißreicher Nahrung, der durch das Verzehren überflüssiger Männchen einigermaßen gedeckt wird. Mit dem kopulierenden Männchen lebt das Weibchen friedlich zusammen in Einehe. Wir haben hier also den interessanten Fall, daß das jungfräuliche *Coccotrypes*-Weibchen seinen eigenen Sohn ehelicht und mit ihm dann in einer zweiten Generation eine neue Brut in einer neuen Brutmine zeitigt, die aus Weibchen und Männchen besteht wie beim befruchteten Käfer. Die soziologisch interessante Ehe des *Coccotrypes*-Weibchens mit dem eigenen Sohn könnte man vielleicht als Hyiogamie bezeichnen. Hyiogamie kommt auch bei der Bethylide *Scleroderma* vor, die auch noch eine Reihe weiterer ökologisch-soziologischer Übereinstimmungen mit *Coccotrypes tanganus* aufweist. Das recht langlebige Wespenweibchen bleibt bei seiner Brut, bis die jungen Wespen schlüpfen. Dann kopuliert es mit einem seiner Söhne und zieht eine zweite Brut auf, um nach dem Schlüpfen dieser Generation mit einem Enkel zu kopulieren und eine dritte Brut großzuziehen. Isoliert man aber das Weibchen und verhindert die Begattung, so kommt das Brutgeschäft trotzdem normal in Gang. Aus den nunmehr abgelegten Eiern schlüpfen jetzt aber nur Männchen. So tritt bei *Scleroderma* — genau wie bei *Coccotrypes tanganus* — nicht nur Hyiogamie, sondern auch arrhenotoke Parthenogenese auf (Maidl, 1934). Die Parthenogenese ist bei *Coccotrypes tanganus* also rein männchenerzeugend, da die Weibchen der zweiten Generation erst aus befruchteten Eiern entstehen. Wir haben also bei *Coccotrypes tanganus* eine arrhenotoke Parthenogenese festgestellt. Damit wurde bei Coleopteren wohl zum allerersten Male Arrhenotokie

experimentell nachgewiesen. Wenn auch die Arrhenotokie die weniger häufige Form der Parthenogenese darstellt, so ist sie dennoch nicht so selten, wie Goetsch (1940) anzunehmen scheint, wenn er schreibt: „... denn daß Männchen aus unbefruchteten Eiern stammen, wie bei Bienen und Ameisen, ist eine nur dort vorkommende Ausnahme“. So kommt Arrhenotokie nicht nur nach unseren neuesten Untersuchungen bei *C. tanganus* vor, sondern z. B. auch bei der Milbe *Pediculoides ventricosus* Newp. (Herfs, 1926) und bei der Bethyline *Scleroderma* (Maidl, 1934). Die Parthenogenese bei *Coccotrypes tanganus* ist auch der erste im Versuch sicher nachgewiesene Fall von Jungferzeugung bei Ipiden. Wichmann (1927) hat bei Xyleborusarten und bei *Anisandrus dispar* F. Parthenogenese vermutet, da bei einigen dieser Arten bisher keine Männchen gefunden wurden, bei anderen Arten aber die Männchen sehr selten sind. Doch weist Wichmann ausdrücklich darauf hin, daß ein experimenteller Nachweis einer parthenogenetischen Fortpflanzung noch fehle. Parthenogenese ist bei Coleopteren eine überaus seltene Erscheinung. Mit Sicherheit nachgewiesen ist sie bei verschiedenen Otorhynchusarten und Brachyderinaearten, wo in jüngster Zeit (1940) Suomalainen interessante cytologische Unterschiede bei bisexuellen und parthenogenetischen Arten festgestellt hat. Es handelt sich hier aber in allen Fällen um thelytoke (weibchenerzeugende) Parthenogenese. Arrhenotokie war bisher bei Coleopteren völlig unbekannt. Sie wurde zum ersten Male von uns bei *Coccotrypes tanganus* nachgewiesen.

Über die Befruchtung des weiblichen Käfers

Nachdem das Auftreten arrhenotoker Parthenogenese festgestellt worden ist, können wir auch die Frage 2: Sind die umherwandernden oder sich einbohrenden Weibchen befruchtet oder nicht? beantworten. Man fängt umherwandernde und sich einbohrende Weibchen aus den Versuchsschalen ab und setzt sie einzeln auf Steinnuß an. Nach Ablauf der ersten Brutperiode — also nach etwa einem Monat — stellt man an den auswandernden Käfern fest, ob nur Männchen oder Weibchen und Männchen auftreten. Ebenso kann man an der Ausbildung der Bruthöhle nun leicht entscheiden, ob das Muttertier befruchtet war oder nicht. Bei den Tausenden von Käfern, die im Laufe der Zeit so geprüft wurden, waren nur ganz vereinzelte parthenogenetische, d. h. unbefruchtete Weibchen. Zur Beantwortung der 3. Frage: Wann und wo werden die Weibchen befruchtet? wurden auf die gleiche Weise die weiblichen Jungkäfer, die noch in der Bruthöhle saßen, also noch nicht ausgewandert waren, untersucht. Diese Versuche waren besonders mühevoll, weil die Bruthöhlen zu diesem Zweck sorgfältig aufgebrochen werden mußten, um ihnen die fertig entwickelten Käfer zu entnehmen.

In einer Versuchsserie von 96 Jungweibchen, die den Bruthöhlen entnommen wurden, waren 18,7 % nicht befruchtet. In einer zweiten Versuchsserie von 110 Weibchen waren dagegen nur 4,5 % nicht befruchtet. Es sei besonders darauf hingewiesen, daß in den beiden Versuchsserien nur völlig ausgefärbte dunkle Exemplare verwendet wurden. In einer dritten kleinen Serie von 14 noch hellen, noch nicht ganz ausgefärbten Käfern waren 10 Weibchen = 71 % noch unbefruchtet. Während nun die umherwandernden Käfer praktisch alle befruchtet sind, zeigt es sich also, daß die Jungweibchen aus den Bruthöhlen zwar auch zum größten Teil befruchtet, daß aber immerhin eine Reihe der weiblichen Käfer noch unbefruchtet ist. Aus diesen Versuchen geht deutlich

hervor, daß die Kopula in den Bruthöhlen selbst, und zwar schon sehr bald nach dem Schlüpfen erfolgen muß, da bereits 29 % der hellen, noch nicht völlig ausgefärbten Käfer schon befruchtet waren. Da nun in unseren Versuchen, die immer nur mit je einem einzelnen Käfer angesetzt wurden, die umherwandernden Jungkäfer stets befruchtet waren, so stammen die Männchen, die die Kopulation vollziehen, aus derselben Brut, d. h. von derselben Mutter wie die Jungweibchen. Die Jungweibchen werden bei *Coccotrypes tanguanus* also in der Regel von ihren eigenen Brüdern begattet. Es ist sehr interessant, daß die normale Kopula bei *C. tanguanus* gesetzmäßig als Inzest vor sich geht. Diese Kopula der Schwester mit dem eigenen Bruder bezeichnet man als Adelphogamie. Bei dem Kaffeebeerenkäfer *Hypothenemus hampei* werden die Jungweibchen in der Regel schon vor Verlassen der Bruthöhle durch die Männchen befruchtet, die nie die Bruthöhle verlassen. Wahrscheinlich handelt es sich auch bei *Hypothenemus* meist um Männchen derselben Brut, der die kopulierten Weibchen entstammen. So kommt Adelphogamie auch beim Kaffeebeerenkäfer vor. Die Jungweibchen bleiben solange in der Bruthöhle, bis sie völlig ausgefärbt sind und kopuliert haben. Beides scheint aber meist sehr bald nach dem Schlüpfen einzutreten, so daß der Aufenthalt des fertigen Käfers in der Bruthöhle doch nicht allzu lange währt. Durch die Befruchtung wird der Wanderinstinkt der weiblichen Käfer erst ausgelöst. Geschwisterehe kommt gesetzmäßig auch bei der sozialparasitischen, arbeiterlosen Ameise *Anergates atratulus* Schenck vor. Hier werden die geflügelten Weibchen vor dem Schwärmen von den flügellosen ♂♂ kopuliert. Auch bei der Milbe *Pediculoides ventricosus* Newp. ist Geschwisterehe als Regel festgestellt worden (Herfs, 1926). Die befruchteten Jungweibchen von *Coccotrypes* wandern stets durch den Muttergang aus der Bruthöhle aus. Sie bohren sich also keinen besonderen Weg ins Freie. Anders verhalten sich nun die Männchen. Sie verlassen vielfach die Bruthöhle überhaupt nicht, sondern bleiben entweder dauernd dort oder wenigstens längere Zeit und begatten im Innern der Höhle die jungfräulichen Jungweibchen. Kopulationen außerhalb der Bruthöhle scheinen bei *Coccotrypes* kaum vorzukommen. Wenigstens habe ich bei den vielen Käfern, die in den Zuchtschalen immer frei umherliefen, nie eine einzige Kopula zu Gesicht bekommen. Nur zweimal habe ich eine Kopula von *Coccotrypes* selbst beobachtet. Wir hatten zu diesem Zweck zahlreiche jungfräuliche Weibchen mit Männchen in einer Schale zusammengebracht. Bei der Kopula sitzt das Männchen mit dem Kopf nach vorn auf dem Rücken des Weibchens. Die Kopula dauert nach unseren Beobachtungen 3—4 Minuten. Daß die Kopula selbst dann kaum erfolgt, wenn man die Männchen mit jungfräulichen Weibchen zusammenbringt, hängt wohl vor allem damit zusammen, daß das Männchen im Freien ziemlich unbeholfen ist. Es hat einen etwas torkeligen Gang und fällt leicht auf den Rücken, wobei es dann Mühe hat, wieder auf die Beine zu kommen. Das Männchen ist eben mehr an ein Leben in engen Bruthöhlen angepaßt. Überhaupt zeigt das Männchen typische Merkmale eines Höhlenbewohners. Neben dem unbeholfenen, langsamen Gang ist es vor allem noch die helle Färbung, die das Männchen meist augenfällig vom Weibchen unterscheidet. Nur sehr selten sind die Männchen dunkler gefärbt als die Weibchen, meist sind sie hellbraun wie noch nicht ausgefärbte Weibchen (Abb. 2). Ebenso wie die blasse Färbung kennzeichnet die starke Reduktion der Facettenzahl der Augen das Männchen von *Coccotrypes tanguanus* als Höhlenbewohner. Für den Charakter des Höhlenbewohners spricht auch die auffallende Übereinstimmung gewisser morphologischer Merkmale der *Coccotrypes*männchen mit den entsprechenden Charakteren der lichtscheuen, versteckt lebenden Ameise *Solenopsis fugax*.

Beide Insektenarten zeigen die starke Reduktion der Facettenzahl und die Aufhellung der Körperfärbung.

„Die winzigen punktförmigen Netzaugen der Arbeiterinnen von *Solenopsis fugax* besitzen nur ungefähr ein halbes Dutzend Facetten, jene der Arbeiterinnen von *Formica* dagegen ein halbes Tausend, jene von *Myrmica* über hundert.“ — „Auch das tonlose, hellgelbe Kolorit ihrer Arbeiterinnen steht mit der lichtfremden Lebensweise in Zusammenhang und ist eine echte Hypogäenfärbung (Färbung der unterirdisch lebenden Tiere), während die Männchen und Weibchen die ursprünglich dunkle Färbung beibehalten haben. Das nämliche gilt auch für die meisten übrigen gesetzmäßigen Diebsameisen“ (Wasmann, 1934, S. 72).

Während in den meisten Fällen die jungen befruchteten Weibchen die Bruthöhle durch den Muttergang verlassen, kommt es auch nicht gerade selten vor, daß das befruchtete Jungweibchen sich von der Bruthöhle direkt einen Muttergang bohrt und in dessen distalem Ende die Eier ablegt, so daß sich nun an den Muttergang des Jungweibchens bald eine neue Bruthöhle bildet. Ja, wir haben Fälle beobachtet, wo von einer Bruthöhle nicht ein Gang, sondern sogar drei neue sekundäre Gänge genagt waren, an die sich dann im Laufe der Zeit auch sekundäre Bruthöhlen anschlossen. In jedem dieser sekundären Muttergänge sitzt ein Jungkäfer, während im primären Muttergang die Stammutter von allen sitzt. Späterhin, wenn die erste Brut vollendet ist und alle Käfer geschlüpft sind und die Bruthöhle verlassen haben, ist auch der primäre Muttergang von der Stammutter verlassen. Nur die sekundären Muttergänge sind noch von den brütenden Jungkäfern besetzt. Schlüpfen dann in den sekundären Bruthöhlen die Käfer, so verlassen diese ihre Bruthöhle durch den sekundären Muttergang und wandern durch die verödete primäre Bruthöhle und den primären Muttergang ins Freie. Zum besseren Verständnis der Entstehung und des Wachsens der sekundären Bruthöhle sei hier noch auf die Bildserie Abb. 12—17 verwiesen.

Adoptiert ein Weibchen von *Coccotrypes tanganus* die Brut eines anderen Weibchens?

Im Anschluß an diese Ausführungen taucht noch eine andere Frage auf. Die auswandernden Weibchen müssen beim Verlassen der Bruthöhle den Muttergang passieren, in dem der Mutterkäfer sitzt. Es ergibt sich nun die Frage: Nimmt der Mutterkäfer, der für die auswandernden Weibchen den Muttergang freigeben muß, späterhin seinen Platz im Muttergang wieder ein, oder wird er von den Jungweibchen verdrängt. Es ist nämlich beachtenswert, daß der Muttergang, auch zu der Zeit, wo eine täglich starke Abwanderung von Jungkäfern erfolgt, immer von einem Käfer besetzt ist. Ist der Käfer im Muttergang nun die alte Stammutter oder wird sie im Laufe der Zeit durch ein oder mehrere Tochterweibchen ersetzt? Diese Frage zu entscheiden, ist meist nicht leicht, weil der Altkäfer sich entweder gar nicht oder durch geringfügige Merkmale vom Jungkäfer, der ja erst nach der Ausfärbung die Bruthöhle verläßt, unterscheidet. Ein geübtes Auge kann zwar manchmal an der etwas frischen, leicht helleren, etwas rötlichen Färbung des Jungkäfers diesen vom Altkäfer unterscheiden, doch ist eine derartige Diagnose immer etwas schwierig und unsicher. Um den Mutterkäfer von den Töchtern zu unterscheiden, mußte eine dauerhafte Markierung für die Stammutter gefunden werden. Eine Zeichnung durch Farblacke, wie sie bei Bienen mit so glänzendem Erfolg durch v. Frisch benutzt wurde, hat sich in unseren Versuchen bei *Coccotrypes* nicht besonders bewährt, weil die Farbe beim Einbohren in die harte Steinnuß vielfach völlig abgerieben wurde. Am besten bewährte sich die Kennzeichnung

durch Amputation eines Fühlers oder einer Tarse. Die Käfer überstanden diese Eingriffe sehr gut und verhielten sich im übrigen wie normale Käfer. Sie bohrten sich ohne Zögern in die Steinnuß ein und schritten auch gleich zur Brut. — Interessant ist, daß selbst die radikale Amputation beider Fühler die Käfer nicht davon abhielt, sich in das Steinnußmaterial einzubohren. Die Sinnesorgane der Fühler sind also für die Auffindung der Nahrung und für die ganze Kette von „Handlungen“, die das Brutgeschäft einleiten, nicht unbedingt erforderlich. Für unsere hier zur Sprache kommenden Versuche wurden grundsätzlich aber nur Käfer verwendet, bei denen nur ein Fühler amputiert war.

Es zeigte sich nun, daß die beiden oben erwogenen Fälle eintreten können, d. h. daß manchmal der Mutterkäfer die Jungkäfer zwar durch den Muttergang nach außen durchläßt, selbst aber seinen Platz im Muttergang dauernd behauptet. In anderen Fällen aber sahen wir den fühlerramputierten Käfer mit Jungweibchen in der Versuchsschale umherlaufen. Der Muttergang war dann von einem Tochterweibchen besetzt und blieb es auch während des weiteren Versuchsverlaufes. Das alte Stammweibchen bohrte sich meist sehr bald an einer anderen Stelle des Steinnußknopfes ein und schritt hier zu einer neuen Brut. Die „Brutpflege“ in der ersten Bruthöhle übernahm in der Folgezeit dann ein Tochterweibchen. Aus diesem Befund ergab sich nun die weitere Frage: Wie verhält sich das Tochterweibchen bzw. ein Fremdweibchen überhaupt gegenüber der fremden Brut? Zuerst wurde geprüft: Wie verhält sich ein Weibchen gegenüber den Eiern eines fremden Käfers? Wir ließen — in zehn Versuchen — ein Weibchen sich jedesmal in die Steinnuß (Knopf) einbohren. Vier Tage blieb der Versuch völlig ungestört, damit in dieser Zeit die Weibchen zur Eiablage schritten. Wir haben ja oben (S. 14) geschildert, daß das Weibchen spätestens nach zwei Tagen mit der Eiablage beginnt. Nach vier Tagen sind also in jedem Falle Eier in den Enden der Muttergänge vorhanden. Nach dieser Zeit wurde der Mutterkäfer behutsam aus dem Muttergang entfernt. Unter dem Binokular sieht man dann meist im Inneren der Muttergänge die abgelegten Eier. Darauf wird in die Versuchsschale ein fremdes Jungweibchen eingebracht, das sehr bald den Muttergang des Stammweibchens in Besitz nimmt, ohne sich selbst einen eigenen Gang in das Steinnußmaterial zu bohren. Nun ergibt sich die Frage: Was fängt das fremde Weibchen mit den Eiern der Vorgängerin an? Wird es die Eier adoptieren oder wird es sich nur die Brutnische aneignen und die fremden Eier entfernen? Das Ergebnis unserer Versuche ist nun recht beachtenswert. In 7 von 10 Fällen warfen die Fremdweibchen die Eier ihrer Vorgängerin wenigstens z. T. einfach aus dem Muttergang heraus. Wir fanden 24 Stunden, nachdem das neue Weibchen den Muttergang bezogen hatte, in den Versuchsschalen: 5, 5, 6, 7, 14, 15 Eier. Das wird so ungefähr die ganze Portion der vom Stammweibchen abgelegten Eier sein. Dann legt das neue Weibchen in die Einische des alten Weibchens seine eigenen Eier, und der Brutverlauf geht normal weiter. In den allermeisten Fällen werden also von einem Fremdweibchen nur die Einische, nicht dagegen die Eier des anderen Weibchens adoptiert. Daß die fremden Eier entfernt werden, hat wohl darin seinen Grund, daß die Einische für 2 Eigelege zu klein ist. Der Instinkt, die Nische selbst zu erweitern, damit sie eine größere Anzahl Eier aufnehmen kann, ist aber nicht vorhanden. Fast stets nehmen Fremdweibchen einen bereits vorhandenen Muttergang mit Einische in Besitz, ohne einen eigenen Muttergang zu bohren.

Der Versuch verläuft in gleicher Weise, wenn man statt eines Fremdweibchens eine direkte Tochter der Stammutter vor die Wahl stellt, die Eier des Mutterkäfers zu adoptieren oder sich nur den Muttergang mit der Einische

anzudeuten. Auch hier werden vom Tochterweibchen in den meisten Fällen die Eier der Mutter aus der Nische geworfen. In einem Falle fanden wir 17, in einem zweiten Falle sogar 18 ausgeworfene Eier. Werden in einem Versuch im Gegensatz zur Regel die Eier nicht ausgeworfen, so waren wohl nur sehr wenig vorhanden bzw. die Einische war etwas größer ausgefallen.

Wie verhält sich nun ein Fremdweibchen gegenüber der Larvenbrut eines anderen Weibchens? In diesen Versuchen wurde das Muttertier erst vierzehn Tage nach dem Einbohren aus dem Muttergang entfernt. Diese Zeit reicht hin, daß in der Bruthöhle reichlich Brut, d. h. Larven vorhanden sind. Wird nun ein Fremdweibchen in den Versuch eingebracht, so bezieht es sehr bald wieder den verlassenen Muttergang. Das Verhalten des fremden Weibchens gegenüber den Larven seiner Vorgängerin war aber anders als gegenüber den Eiern in der Einische. In 15 Versuchen wurde in 7 Fällen überhaupt keine Brut ausgeworfen, in 5 Fällen waren im Auswurf nur sehr wenig Larven oder Eier — niemals mehr als insgesamt 3 Stück — vorhanden. Nur in 3 Fällen waren 5, 7 und 10 Nachkommen des alten Weibchens im Auswurf des neuen Weibchens nachzuweisen. Unter Nachkommen verstehen wir hier Eier, Larven oder Puppen. In fast der Hälfte der Versuche adoptiert das Fremdweibchen also ohne weiteres die Brut des Stammweibchens. In den anderen Fällen wird aber auch der weit größere Teil der Brut in der Bruthöhle belassen. Ja, man hat fast den Eindruck, daß es mehr ein Zufall ist, wenn ein geringer Teil der Brut im Auswurf mit dem Bohrmehl entfernt wird. Da die Bruthöhle im Gegensatz zur Einische groß genug ist, hat das neue Weibchen hinreichend Raum, in ihr auch seine eigenen Eier unterzubringen. Es ist darum nicht gezwungen, aus Raummangel die Brut der Vorgängerin zu entfernen.

Einrichtungen zur Förderung der Amphimixis, um starke Inzucht zu vermeiden

Dieser Vorgang der Adoption der Brut durch fremde Weibchen hat nun, wie wir glauben, für die Arterhaltung unseres Käfers eine große Bedeutung. Da es nach unseren früher (S. 13) mitgeteilten Versuchen wahrscheinlich ist, daß Junglarven sich durch den unbesetzten Muttergang leicht auswählen und dabei auch Eier auswerfen, so würde ein großer Teil der Brut beim Tode oder Verlassen ihrer Mutter zugrunde gehen. Da aber verlassene Bruthöhlen von umherwandernden Jungweibchen gern angenommen werden, so wird der Verlust der Stammutter meist sehr bald durch eine Adoptivmutter wieder ausgeglichen. Außerdem wird aber dadurch auch der strengen Inzucht, die durch die gesetzmäßige Adelphogamie und bei parthenogenetischen Weibchen weiterhin durch die ebenso gesetzmäßige Hyiogamie dauernd vorhanden ist, wirksam entgegengearbeitet. Da das fremde Weibchen in die alte Bruthöhle mitten unter die bereits vorhandene Brut der Stammutter seine Eier ablegt, entwickeln sich in derselben Bruthöhle nun zweierlei gar nicht miteinander verwandte Larven, die, zu Käfern entwickelt, miteinander kopulieren und so eine Fremdbefruchtung herbeiführen, die der Inzucht entgegenwirkt. Wir konnten auch noch einige andere Beobachtungen machen, die uns Vorgänge verdeutlichen, die geeignet sind, eine dauernde Inzucht durch Fremdbefruchtung zu vermeiden. Jeder normale Versuch mit befruchteten, noch mehr mit jungfräulichen Weibchen ergab, daß überschüssige Männchen aus der Bruthöhle auswandern, die dann auch in fremde Bruthöhlen einzudringen versuchen. Man beobachtet auch, daß umherwandernde Männchen sich gelegentlich selbst in Steinnußmaterial einbohren. Diese „Männchen“-Junggesellengänge sind recht klein. Meist gehen sie nur so tief in das Steinnußmaterial hinein, daß das Männchen eben darin

verschwindet. In diesen kleinen Gängen bleiben die Männchen ruhig sitzen, ohne sich weiter einzubohren. Wenn dann solche Männchengänge in ähnlicher Weise wie verlassene Muttergänge weiblicher Käfer von umherwandernden Weibchen aufgesucht werden, um von dort aus den Muttergang zu bauen, so treffen sie mit dem fremden Männchen zusammen. Ob allerdings ein befruchtetes Weibchen mit diesem Männchen kopuliert, ist unbekannt. Da aber auch die Männchen recht langlebig sind (S. 26), so können sie nach dem Schlüpfen der ersten Jungweibchen mit diesen kopulieren und führen auf diese Weise wieder eine Fremdbefruchtung herbei. Vorausgesetzt natürlich, daß das zugewanderte Weibchen das Männchen nicht einfach hinauswirft oder gar auffrißt (S. 16). Doch scheint dies nach unseren Versuchen sicher nicht immer der Fall zu sein. Ein Männchen duldet das Weibchen meist bei sich.

Eine dritte wirksame Einrichtung, Fremdbefruchtung herbeizuführen, kommt bei starker Überbevölkerung vor. Wenn in einer Steinnuß sehr viele — oder besser gesagt allzu viele — Weibchen brüten (Abb. 23), so daß die Bruthöhlen miteinander fusionieren und die Brut der verschiedenen Höhlen durcheinander gerät, so entsteht ein einheitliches Labvrinthssystem, bei dem keine Trennung in einzelne Bruthöhlen mehr besteht (Abb. 18 u. 19). Unter diesen Umständen geraten natürlich auch die Jungkäfer der verschiedenen Bruten ganz durcheinander. Die Käfer verschiedener Herkunft kopulieren auch miteinander und so kommt es zur Amphimixis, wodurch in diesen Fällen Inzucht wieder vermieden wird.

Immerhin herrscht Inzucht als gesetzmäßiger Fortpflanzungsmodus bei *C. tanguus* stark vor. Wenn auch nachteilige Folgen für die Nachkommenschaft in jahrelangen Zuchten und Versuchen nie beobachtet werden konnten, so wird man vielleicht gerade den oben geschilderten Einrichtungen, die eine dauernde strenge Inzucht verhindern, ihren arterhaltenden Charakter nicht absprechen dürfen.

Zahl der Generationen und der Nachkommen bei *Coccotrypes tanguus*

Zur Vervollständigung des ökologisch-soziologischen Gesamtbildes müssen noch folgende Fragen geklärt und beantwortet werden, die bisher noch nicht behandelt worden sind:

1. Wieviel Generationen kann ein *Coccotrypes*-Weibchen erzeugen?
2. Wie hoch ist die Gesamtnachkommenschaft eines weiblichen Käfers?
3. Wie hoch ist die Lebensdauer von Männchen und Weibchen?

Setzt man in eine Schale zu einem Steinnußknopf ein befruchtetes *Coccotrypes*-Weibchen und fängt, wenn die Käfer schlüpfen, alle aus der Bruthöhle auslaufenden Käfer dauernd ab, bis nichts mehr erscheint, so kommt man nicht zu einem sicheren Resultat über die Gesamtzahl der direkten Nachkommen des Muttertieres. In vielen Fällen wird durch Tochtergenerationen, die aus Sekundärhöhlen stammen, die Gesamtzahl zu hoch, weil auch Nachkommen aus Enkelgenerationen mitgezählt werden. Andererseits ist aber die Annahme, daß die Zeugungskraft des Mutterkäfers durch eine Brutgeneration erschöpft sei, mindestens recht voreilig, zumal der Mutterkäfer nach Erledigung seiner Brut durchaus kräftig ist und keineswegs einen erschöpften Eindruck macht. Darum soll in erster Linie geklärt werden, wieviel Generationen ein *Coccotrypes*-Weibchen erzeugen kann. Die Versuche werden so durchgeführt, daß in 20 Fällen auf Steinnußmaterial je ein befruch-

tetes Jungweibchen — das also noch keine Nachkommen hatte — gebracht wird. Nach 23 Tagen wurde die Bruthöhle vorsichtig geöffnet und die vorhandene Nachkommenschaft gezählt. Das Muttertier wurde behutsam herausgenommen und sogleich auf einen neuen Steinnußknopf gesetzt, wo es sich sehr bald wieder einbohrte. 23 Tage nach dem Einbohren wird die zweite Bruthöhle auch geöffnet. Wieder wird die Nachkommenschaft gezählt, und wiederum wird das Mutterweibchen sorgfältig abgefangen und erneut auf einen anderen Steinnußknopf gebracht usw. In den insgesamt 20 Versuchen hatten sämtliche Mutterkäfer mindestens zwei Generationen, 14 Weibchen drei, 6 Weibchen vier und 2 Käfer sogar fünf Generationen. Zwei Mutterkäfer verunglückten vorzeitig nach der zweiten Generation und müssen darum für die weitere Bewertung fortfallen. Die höchste Nachkommenzahl hat ein Tier (Vers. 1) mit 144 Nachkommen in drei Generationen. Die beiden Muttertiere mit der höchsten Generationszahl (5) (Vers. 12 u. 21) hatten 125 bzw. 120 Nachkommen (Tab. I).

Die Höchstzahl der Nachkommen in einer einzelnen Generation beträgt 63. Sie wurde bei Versuch 1 in der 1. Generation erreicht. Den Minimalwert für die Nachkommen in einer Generation fanden wir bei Versuch 12 in der 5. Generation mit nur 7 Nachkommen. Wie Tab. I zeigt, liegen die Durchschnittswerte für die Nachkommenschaft einer Generation am höchsten in den beiden ersten Generationen, um dann von Generation zu Generation stark abzusinken.

Es lag nun nahe, die gleichen Versuche über Generations- und Nachkommenzahl, die wir zunächst an befruchteten Weibchen anstellten, mit jungfräulichen Tieren auszuführen, um festzustellen, wie hoch die Nachkommenzahl bei rein parthenogenetischer Vermehrung sein kann. In diesem Falle muß die Öffnung der Bruthöhle unter allen Umständen vor dem Schlüpfen des ersten Jungtieres erfolgen, weil sonst eine Befruchtung des Muttertieres durch ein Jungmännchen erfolgen kann und die parthenogenetische Generationsfolge sogleich unterbrochen wird. Die Bruthöhle wurde darum schon am 21. Tage (bei P 1—14, Tab. II) oder am 19. Tage (bei P 15—24, Tab. II) nach dem Einbohren des Mutterkäfers geöffnet. Trotzdem fanden in drei Versuchen Kopulationen statt (bei P 2 und P 4 in der 2. Generation, bei P 15 nach der 9. Generation). In Versuch P 6 wurde das Muttertier nach der 1. Generation durch einen unglücklichen Zufall gequetscht, so daß auch dieser Versuch von der 2. Generation an ausfällt. Für die Gesamtbeurteilung bleiben noch 20 Versuche übrig. Allerdings kann Versuch P 15, wo die Begattung erst nach der 9. Generation stattfand, doch noch weitgehend für die Beurteilung mit herangezogen werden. Die höchste Generationszahl war 10, wobei noch berücksichtigt werden muß, daß außerdem bei diesem Versuch (P 23) eine „taube Generation“ zwischengeschaltet wurde, wo das Muttertier keine Nachkommen hatte, also eine Generation — in Tab. II, Generation 8 — überschlagen wurde. Nach dieser Pause im Fortpflanzungsgeschäft hatte das Muttertier dann noch drei Generationen. Die zweithöchste Generationszahl war 9. Sie wurde in sieben Versuchen erreicht. Zwei Weibchen hatten 8, vier parthenogenetische Käfer 7 Generationen. Die niedrigste Generationszahl in unserer Versuchsreihe betrug 1 (bei P 16 und P 18). Es ist sehr auffallend, daß im Versuch mit parthenogenetischen Weibchen eine so hohe Generationsfolge erreicht wurde, genau die doppelte Zahl wie bei den befruchteten Tieren. Dafür ist aber sowohl die Gesamtnachkommenzahl als auch die Zahl der Nachkommen in einer Generation beim parthenogenetischen Versuch ganz bedeutend geringer als im Versuch

mit befruchteten Weibchen. So ist die höchste Gesamtnachkommenzahl in 9 Generationen (Tab. II, P 19) 56. Die kleinste Nachkommenzahl hatte P 16 mit 3 Tieren bei einer einzigen Generation. Die Höchstzahl der Nachkommen in einer Generation war 11 und 12 (bei P 19 in der 7. bzw. 8. Generation). Das Minimum der Nachkommen in einer Generation war 1 in der 2., 3., 6. und 7. Generation. Die Durchschnittsnachkommenzahl für die verschiedenen Generationen gibt Tab. I. Die höchste Durchschnittszahl haben wir in der ersten Generation mit 5,1 Nachkommen. Für die übrigen Generationen ist der Durchschnitt auffallenderweise sehr gleichmäßig. Er schwankt von 2,8 bis 4,4. Von der zweiten bis sechsten Generation ist die Durchschnittszahl durchaus gleich 2,8—2,9.

Tabelle I:

Generations- und Nachkommenzahlen eines B-♀ (befruchtetes Weibchen)

(Aufbruchversuche bei 25° C auf Ringen)

Versuch Nr.	1. Gen.	2. Gen.	3. Gen.	4. Gen.	5. Gen.	6. Gen.	Nach- kommen insges.	Lebensdauer in Tagen
1	63	53	28				144	148
2	26	61					87	50
3	33	7					40	104
4	61	29	22				112	78
5	51	41	21				113	174
6	33	28					61	64
7	31	55					86	55
8	33	41					74	57
9	62	39					101	93
10	35	56	17	11			119	147
11	48	38	21	10			117	111
12	33	26	36	18	7		120	145
13	4	31	46	21			102	127
14	45	27	12				84	85
15	37	23	14				74	86
16	21	28	39				88	82
17	41	21					62	58
18	25	25	30				80	89
19	36	47	27				110	85
20	31	52					83	90
21	36	56	11	11	11		125	137
22	17	38	29				84	111
	802	822	353	71	18		2066	
Im Durch- schnitt	36,5	37,9	25,2	14,2	9		94,8	Tiere

Tabelle II:

Zusammenstellung der Nachkommenzahlen der parthenogenetischen Weibchen

Bez.	1. Gen.	2. Gen.	3. Gen.	4. Gen.	5. Gen.	6. Gen.	7. Gen.	8. Gen.	9. Gen.	10. Gen.	11. Gen.	Nachk. aller Gen. insges.	Gesamt- zahl der Generat.
P 1	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	2
P 2	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	¹⁾ (8)	¹⁾ (2)
P 3	5	2	3	3	3	3	4	—	—	—	—	23	7
P 4	6	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	²⁾ (11)	²⁾ (2)
P 5	4	1	1	2	2	1	3	4	—	—	—	18	8
P 6	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1
P 7	4	3	2	3	4	3	2	—	—	—	—	21	7
P 8	6	3	3	2	3	2	3	2	8	—	—	32	9
P 9	7	3	3	2	3	3	3	—	—	—	—	24	7
P 10	4	3	3	2	2	3	4	3	4	—	—	28	9
P 11	6	1	2	2	3	2	5	4	5	—	—	30	9
P 12	6	2	2	4	3	2	5	5	3	—	—	32	9
P 13	6	5	3	3	2	2	2	—	—	—	—	23	7
P 14	7	2	4	2	2	3	2	3	2	—	—	27	9
P 15	7	3	1	3	2	1	2	4	3	—	—	³⁾ (26)	³⁾ (9)
P 16	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1
P 17	7	2	4	4	3	4	3	4	—	—	—	31	8
P 18	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1
P 19	4	4	4	4	5	7	11	12	5	—	—	56	9
P 20	3	4	4	4	2	4	3	—	—	—	—	24	7
P 21	3	3	3	3	—	—	—	—	—	—	—	12	4
P 22	4	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	10	3
P 23	7	1	4	2	3	3	1	—	3	2	7	33	10
P 24	3	5	5	4	4	—	—	—	—	—	—	21	5

122 61 53 49 46 43 53 41 33 2 7 = 491

Jedes parthenogenetische ♀ hat im Durchschnitt 22,3 Nachkommen in 6,4 Generationen.

Nachk. im

Durch-

schnitt 5,1 2,9 2,9 2,9 2,8 2,9 3,5 4,4 4,1 (2) (7) = 3,5 (3,6)

Anz. d.

Vers. i.

d. Gen. 24 21 18 17 16 15 15 9 8 1 1

Die geklammerten Werte 1) und 2) fallen weg, da die P-♀ i. d. 3. Gen. zu B-♀ wurden.

³⁾ Das ♀ wurde ab 10. Gen. zum B-♀. Die Werte wurden mitverarbeitet.

Es ist selbstverständlich, daß Käfer, die mehrere Brutgenerationen (5 im Maximum bei befruchteten, 10 bei unbefruchteten Weibchen) hintereinander haben, recht langlebig sein müssen. Von den befruchteten Weibchen unseres Versuches bei 25° C wurde als höchste Lebensdauer 174 Tage bei einem Tier festgestellt, das 113 Nachkommen in 3 Generationen erzeugte. Das Tier mit der größten Generationszahl = 5 (Tab. 1 Nr. 12) wurde 145 Tage alt und zeugte 120 Nachkommen. Das Weibchen mit der höchsten Nachkommenzahl (Tab. 1 Nr. 1) wurde 148 Tage alt. In dem entsprechenden Versuch mit parthenogenetischen Weibchen wurde als höchste Lebensdauer 256 Tage festgestellt (Tab. II P 23). Das Tier hatte 33 Nachkommen in 10 Generationen. Dies ist die höchste Lebensdauer eines *Coccotrypes*-Weibchens, die in allen unseren Versuchen überhaupt zur Beobachtung kam. Das P-Tier mit der größten Nachkommenzahl = 56 lebte 194 Tage (bei 9 Generationen). Die hohe Lebensdauer ist um so überraschender, als die Käfer z. T. viele Nachkommen hervorbrachten. Hervorgehoben sei, daß die Käfer während der ganzen Lebenszeit in der Lage waren, Nahrung aufzunehmen. Langlebigkeit der Käfer ist auch bei anderen Ipiden beobachtet worden. So konnte Fuchs bei *Ips typographus* L. 2 Käfer in seinen Versuchen 20 Monate am Leben halten. Auch die kleinen Männchen erreichen, wie unsere Versuche bei 25° C zeigten, ein auffallend hohes Alter. Die zu diesen Versuchen verwendeten Männchen wurden aus Puppen gezogen. Sie wurden immer mit Steinnußmaterial zusammen gehalten. So konnten wir für die Lebensdauer 100, 122, 127, 133, 172, 187 Tage feststellen. Als höchste Lebensdauer wurden 187 Tage beobachtet. Die hohen Daten für die Lebensdauer der Männchen wurden gerade dann beobachtet, wenn die Käfer sich in das Steinnußmaterial eingebohrt hatten. In diesen Fällen haben die Männchen zweifellos auch Steinnußmaterial als Nahrung aufgenommen. In den allermeisten Fällen wurden allerdings die Männchen bei weitem nicht so alt wie die Weibchen. Als Durchschnitt von 100 Versuchen ergab sich für die Lebensdauer der Männchen 23,5 Tage, während der Durchschnitt von 100 Weibchen eine Lebensdauer von 99 Tagen ergab.

Als Ergänzung über die Lebensdauer der *Coccotrypes*-Käfer unter normalen Lebensbedingungen prüften wir die Lebensdauer der Käfer im absoluten Hungerzustand bei 25° C. Auch in diesem Falle wurden als Versuchstiere Käfer verwendet, die frisch aus der Puppe geschlüpft waren. Die weiblichen Käfer konnten im Maximum 31, im Minimum 4 Tage hungern. Die Männchen lebten im Maximum 20, im Minimum 2 Tage im Hungerzustand. Durchschnittlich lebten die Weibchen 9,9, die Männchen 8,5 Tage im absoluten Hungerzustand.

Die hohe Lebensdauer und die bedeutende Hungerfähigkeit dürften sicher für die Verbreitung unserer Art von größter Bedeutung sein. Unser Schädling ist dadurch leicht in die Lage versetzt, auf großen Strecken die Transporte gut zu überstehen. Bei seinem durchaus nicht eng monophagen Nahrungsanspruch kann er in dem neuen Gebiet unter Umständen auch wieder Nahrung finden, selbst wenn keine Dumpalmen dort vorkommen.

Die Bruthöhle von *Coccotrypes tangerus*

Die Brutsysteme der Borkenkäfer, die meist „Fraßbilder“ genannt werden, sind so charakteristisch, daß nach ihnen ohne weiteres eine Artdiagnose möglich ist. „Es gibt so viele verschiedene Fraßbilder als Borkenkäferarten oder mit anderen Worten, jede Borkenkäferart macht ihr charakteristisches Fraß-

bild, so daß letzteres gewöhnlich allein genügt zur Bestimmung der Art“ (Escherich, 1923, S. 432). Ausnahmen von dieser Regel bilden nur solche Arten, bei denen „Wohnungsparasitismus“ vorkommt (z. B. bei *Crypturus pusillus*). Durch besondere ökologische Umstände, wenn z. B. durch schlechtes Wetter der Reifungsfraß der Jungkäfer besonders lange andauert oder durch den Regenerationsfraß der Altkäfer, können Änderungen in der Form des Fraßbildes auftreten. „Auch durch Raumeinschränkung können Abweichungen von der typischen Fraßbildform verursacht werden“ (Escherich, 1923, S. 435). Bei *Coccotrypes tanguanus* wird vom Mutterkäfer zunächst ein röhrenförmiger Muttergang von gut Käferlänge angelegt, der am distalen Ende meist ein wenig zur „Einische“ erweitert ist. Die Larven fressen dann die Einische weiter aus, so daß nach wenigen Tagen das Bild des jungen Brutsystems — Muttergang mit kleiner Larvenhöhle — die Form eines chemischen Kochkolbens aufweist (Abb. 10). Später wird die Bruthöhle durch den Larvenfraß immer mehr vergrößert. Dadurch entsteht ein „Fraßbild“, das an eine „Platzmine“ erinnert (Abb. 11 und Abb. 12—17). Dieses ist das einfachste und charakteristische Bild des Brutsystems, das immer dann entsteht, wenn dem Käfer in einer flachen Steinnußscheibe genügend Raum zur Verfügung steht und der Käfer allein in der Scheibe brütet. Brüten zahlreiche Käfer nebeneinander in derselben Scheibe, so kommt es mit dem Größerwerden der einzelnen Bruthöhlen bald zu einer Fusion der Höhlen. Es entsteht dann ein ziemlich wirres Labyrinthsystem (Abb. 18), zu dem durch die Muttergänge der miteinander verschmol-



Abb. 18. Steinnußknopf aus Dummaterial von *Coccotrypes tanguanus* stark befallen und von der Unterseite durch Anschleifen geöffnet. 2fach. Man sieht die labyrinthartigen Gänge der völlig fusionierten Bruthöhle.

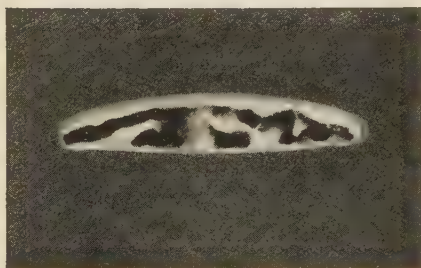


Abb. 19. Dumknopf von *Coccotrypes tanguanus* stark zerfressen. Dumknopf von der Seite angeschliffen. 2fach.

zenen Höhlen mehr oder minder zahlreiche Ausgänge nach außen führen (Abb. 23). Bohren nach Beendigung der 1. Generation sich Tochterkäfer, statt durch den Muttergang das Brutsystem zu verlassen, direkt von der Bruthöhle der ersten Generation ihre Gänge in die Steinnußscheibe, so entsteht mit der Entwicklung der zweiten Generation ein komplizierteres Brutsystem (Abb. 12

bis 17), indem die Muttergänge der sekundären Bruthöhle alle in die wenigstens später verödete Bruthöhle der ersten Generation münden. Die einzige Verbindung mit der Außenwelt bildet der Muttergang der primären Bruthöhle.

Raumbeschränkung führt bei *Coccotrypes tanganus* zu einer starken Änderung der typischen Form der Bruthöhle. *Coccotrypes tanganus* paßt in allen Fällen den Bau der Bruthöhle dem dafür vorhandenen Raum an. So werden z. B. in den ringförmigen Abfallstücken, die bei der Steinnußknopf-Fabrikation übrigbleiben, einfache Gänge, die dem Ringbogen folgen, angelegt, einmal enger, einmal weiter, je nachdem der Ringbogen schmaler oder breiter ist (Abb. 22). In keinem Falle aber wird die Außenseite des Steinnußmaterials je beim Ausnagen der Bruthöhle verletzt oder durchbrochen. Immer bleibt eine dünne Außenwand, die manchmal papierdünn sein kann, intakt erhalten, selbst wenn die Larven bei starker Überbevölkerung in den durch Fusion verschiedener Höhlen entstandenen Labyrinthsystemen im Hungerzustand zuletzt alle inneren Scheidewände der Gänge restlos auffressen (Abb. 20 und 21). Stets bleiben die Außenwände völlig intakt erhalten, so daß z. B. Knöpfe, die innerlich ganz ausgefressen sind, mit Ausnahme der Bohrlöcher einen völlig intakten Eindruck machen. Bei einem leichten Druck bricht aber ein derartiger Knopf ganz auseinander. Man sieht dann, daß nur papierdünne Außenwände erhalten sind. Bei Steinnüssen und den oben erwähnten Abfallringen der Knopffabrikation fressen die Tiere alles Steinnußmaterial unter der Schale quantitativ weg und lassen nur die braune äußere Schale als Außenwand stehen.

Wie nehmen nun die Tiere im Inneren der Bruthöhle wahr, daß sie mit Nagen aufhören müssen, um die Außenwand unbeschädigt stehen zu lassen, ohne sie zu durchbohren und zu zerstören?

Licht, das beim Dünnerwerden der Außenwand ja in die Höhle gelangen könnte, kommt als Bremsreiz sicher nicht in Frage, da unsere Versuche dauernd im dunklen Thermostat standen. Es wäre aber möglich, daß die Larven beim Nagen vielleicht durch den Reiz von Vibrationen, die von der dünnen, elastischen Wand ausgehen, vom weiteren Benagen der Außenwand abgehalten würden. Damit steht allerdings im Widerspruch, daß ebenso dünne Innenwände in den Labyrinthgängen (Abb. 18 und Abb. 21), die doch beim Benagen gleichfalls vibrieren müßten, im Hunger ohne weiteres gefressen werden. Eine vollkommen befriedigende Erklärung kann zur Zeit für diese interessante Erscheinung noch nicht gegeben werden.

Die Männchenhöhle

Bei *Coccotrypes tanganus* wird der Zugang zur Bruthöhle (der Muttergang) einzig und allein vom Weibchen angelegt. Das Männchen beteiligt sich an diesen Arbeiten nie. Das zur Brut schreitende Weibchen ist in der Regel ja auch allein und nicht von einem Männchen begleitet. Die Bruthöhle selbst wird — sicher zum allergrößten Teil — von den Larven ausgenagt. Bei den forstschädlichen Ipiden kennt man ein unterschiedliches Verhalten. „Bei den monogamen Arten bohrt das Weibchen den Eingang, bei den polygamen Arten beginnt das Männchen das Brutfraßbild, indem es den Einbohrgang und die Rammelkammer nagt“ (Escherich, 1923). Doch gibt es auch *Coccotrypes*männchen, die sich gelegentlich — ähnlich wie das Weibchen — in das Steinnußmaterial einbohren. Man beobachtet das Einbohren der Männchen am häufigsten, wenn man viele Männchen gleichzeitig in eine Versuchsschale mit Steinnußmaterial einsetzt. Da, wo sich ein Männchen einbohrt, sammeln sich meist zahlreiche andere Männchen, die sich um das Einbohrloch scharen,



Abb. 20 Ganz ausgefressener Knopf aus afrikanischem Steinnußmaterial, geöffnet. Oberseite von unten gesehen. 2fach.



Abb. 21 Unterseite (Innenfläche) ist nur noch eine papierdünne Scheibe. 2fach.

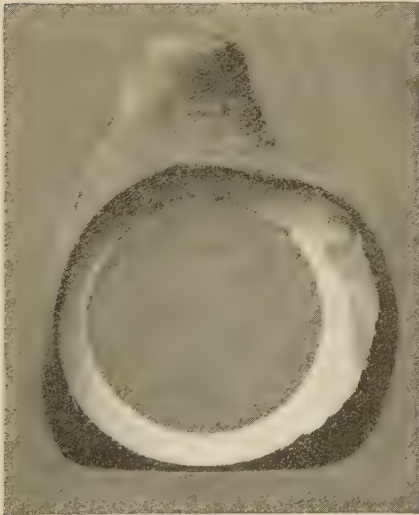


Abb. 22. Längliche Bruthöhle von *Coccothrypes tanguanus* im Abfallstück aus der Knopffabrikation. Stück geöffnet; 29 Tage nach dem Einbohren des Mutterkäfers. 2fach. Das Bild zeigt die Anpassung der Bruthöhlenform an den zur Verfügung stehenden Raum im Dumnußmaterial.



Abb. 23. Abfallstück (Dumpalme) aus der Knopffabrikation mit unzähligen Einbohrlöchern von *Coccothrypes*-Käfern.

Nat. Größe.

ohne aber selbst sich einzubohren. Im Gegensatz zu dem vom Weibchen genagten Gang ist der Bohrgang des Männchens sehr klein und meist nur so kurz, daß das winzige Männchen eben in die Höhle paßt. In dieser Höhle bleibt das Männchen ruhig sitzen, ohne sich weiter einzubohren. Ein ganz ähnliches

Verhalten hat Simmel (1918) in Krain an Wacholderästen beobachtet, in die sich Männchen von verschiedenen Borkenkäferarten einbohrten, „um jedoch nach kurzer Bohrtätigkeit (die Gänge waren in den meisten Fällen nur gerade so groß, daß sie den Käfer bequem aufnehmen konnten) abzusterben“. Simmel hält die Gänge für „Sterbequartiere“ (Escherich 1923, S. 619). Nach unseren Versuchen können wir aber mit Bestimmtheit sagen, daß die Männchenhöhlen von *Coccotrypes* keine „Sterbequartiere“ sein können; denn die Männchen in diesen Höhlen sind gerade besonders langlebig. Die hohen Werte für die Lebensdauer des *Coccotrypes*männchens, wie sie z. B. auf Seite 26 angegeben sind, wurden gerade bei Käfern festgestellt, die sich in das Steinnußmaterial eingebohrt hatten. Viel eher sprechen unsere Versuche für die Vermutung Escherichs, daß es sich um den „Versuch eines Regenerationsfraßes“ handelt. Dafür spricht vor allem die außergewöhnlich hohe Lebensdauer der eingebohrten Männchen. Eigenartig ist nun, daß diese Männchen in der Regel die Höhle nicht mehr verlassen, sondern zumeist bis zu ihrem Tode darin sitzen bleiben. Öffnet man die Männchenhöhlen darum nach längerer Zeit, so kann man häufiger auch tote Männchen finden. Nun könnte nach unseren Beobachtungen das Einbohren der Männchen noch eine andere Bedeutung haben. Das umherwandernde *Coccotrypes*männchen, das ja, wie auf S. 7 u. 18 auseinander gesetzt wurde, in vieler Beziehung den Charakter eines Höhlenbewohners aufweist, mag in seiner kleinen Männchenhöhle vielleicht bessere ökologische Lebensbedingungen finden als draußen. Sicher ist das zarte, empfindliche Tierchen in seinem Versteck besser gegen Austrocknen geschützt als draußen, auch wird die Nahrungsaufnahme lebensverlängernd wirken. Darüber hinaus kommt aber dem Einbohren der Männchen wohl noch eine andere arterhaltende Bedeutung zu. Die Weibchen bohren sich an solchen Stellen, wo die Männchenhöhlen sind, gern ein, wie sie ja auch die verlassenen Gänge anderer Weibchen stets gern annehmen. Ob in unserem Falle noch eine Witterung vom Männchen ausgeht, die anlockend wirkt, bleibt dahingestellt. Jedenfalls stößt so das Weibchen leicht auf das eingebohrte Männchen, und da das Weibchen meist ein Männchen bei sich duldet, so könnte das Einbohren der Männchen das Zusammentreffen von Sexualpartnern verschiedener Abkunft erleichtern und die Amphimixis fördern. Liegen Bruthöhlen von Weibchen in der Nähe solcher Männchenhöhlen, so können letztere mit den ersteren in Verbindung treten und fusionieren. Besonders wenn, wie in Abb. 24, die Bruthöhle von einem parthenogenetischen Weibchen angelegt ist, führt die Fusion der Männchenhöhlen mit dem Brutsystem der unbefruchteten Weibchen zu einer Fremdbefruchtung und damit zur Verhütung einer zu strengen Inzucht.



Abb. 24

Männchengänge treten mit der Bruthöhle eines zugeetzten parthenogenetischen Weibchens, das später von einem Männchen, welches aus einem dieser Männchengänge stammt, befruchtet wurde, in Beziehung. 2fach.

Schriftenverzeichnis

Es werden hier nur solche Schriften angeführt, die in dem ersten Teil dieser Arbeit: Höfchen-Briefe Nr. 3/1949 nicht genannt sind.

- Escherich, K.: Die Ameise. Braunschweig, 1917.
- Friedrichs, K.: Der Kaffeebeerenkäfer in Niederländisch-Indien. Zeitschr. angew. Entom. Bd. 11, 1925.
- Goetsch, W.: Vergleichende Biologie der Insektenstaaten. Leipzig, 1940.
- Maidl, Fr.: Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten. Wien, 1934.
- Reitter, E.: Bestimmungstabelle der Borkenkäfer (*Scolytidae*) in Europa und den angrenzenden Ländern. 31. Heft. Sonderabdruck aus Bd. 33 d. Verhandl. des naturf. Vereins in Brünn. Brünn, 1894.
- Wasmann, E.: Die Ameisen, die Termiten und ihre Gäste. Regensburg, 1934.
- Wichmann, H. E.: *Ipidae*. P. Schulze. Biologie der Tiere Deutschlands. Lief. 25, Berlin, 1927.

Freilandversuche mit E 605 zur Abtötung von Wintereiern einiger Obstbaumschädlinge

Von Dr. W. Holz, Pflanzenschutzamt Oldenburg

Nachdem ich bereits vor zwei Jahren in Laboratoriumsversuchen eine deutliche ovizide bzw. ovarvizide Wirkung des E 605 auf Eier verschiedener Insekten, darunter auch einiger Obstbaumschädlinge (Frostspanner, Apfelblattsauger, Blattläuse und Rote Spinne) beobachtet hatte (Holz 1949), sollte jetzt durch Freilandversuche festgestellt werden, ob und wie weit das E 605 auch im Freien diese Eigenschaft besitzt. Es muß hier eingefügt werden, daß inzwischen auch von Speyer (1949) eine ovizide bzw. ovarvizide Eigenschaft des E 605 für die Eier von *Bruchus rufimans* nachgewiesen werden konnte. Auch die Schweiz (Grob 1949) beschäftigt diese Frage sehr intensiv, und zwar in bezug auf die Bekämpfung der Roten Spinne. Man hofft dort ebenfalls in einem Ester-Präparat mit ovizider Eigenschaft, dem Etilon, das geeignete Mittel gefunden zu haben. Nach eigenen früheren Untersuchungen (Holz 1949) stößt die Lösung dieses Problems bei der Roten Spinne jedoch dadurch auf große Schwierigkeiten, daß die Eier der verschiedenen, auf unseren Obstbäumen vorkommenden Spinnmilbenarten sehr unterschiedlich auf die E-Behandlung reagieren, einige ausgesprochen E 605-resistent sind. Es dürfte zunächst einmal notwendig sein, die E 605-empfindlichen Spinnmilbenarten genauestens zu bestimmen und bei auftretenden Kalamitäten die Zusammensetzung der Spinnmilbenpopulationen zu studieren und danach die Wahl des Bekämpfungsmittels vorzunehmen.

Unsere Versuche zu der Frage, ob und inwieweit durch E 605 die Wintereier einiger wichtiger Obstbaumschädlinge abgetötet werden, wurden in vier mit Apfelbäumen bestandenen Obstgärten der näheren Umgebung Oldenburgs

durchgeführt. Die Auswertung beschränkte sich ausschließlich auf die Beobachtung der bereits eingangs erwähnten drei Obstbaumschädlinge Frostspanner, Apfelblattsauger und Blattläuse. Der Versuchsplan war folgender:

Versuchsplan

Obstanlage	Anzahl der Bäume	Spritztermin	E 605f*-Konzentration	Vergleichsmittel und Konzentration
Anlage 1 Halbstamm	20	20. 1. 1949	0,05 %	1. DOK (25 %) 2 % 2. OBK 6 % (Schweröl)
Anlage 2 Spindelbäume	20	24. 2. 1949	0,05 %	1. DOK (50 %) 1 % 2. OBK 6 % (Schweröl)
Anlage 3 Hochstamm	40	30. 3. 1949	0,01 % 0,02 % 0,03 %	1. DOK (25 %) 2 %, $\left. \begin{array}{l} \text{+ Kupfer-} \\ \text{kalk 2 \%} \end{array} \right\}$ 2. Hexa-Mi. 0,3 % 3. DDT-Mi. 1 % 4. DDT-Mi. 2 %
Anlage 4 Hochstamm	35	Serie: a) 4. 2. 49 b) 28. 2. 49 c) 15. 3. 49	0,05 %	OBK 3 % (Schweröl)

* Es sei ausdrücklich hier vermerkt, daß zu den Versuchen nur E 605 f und nicht E 605-forde verwendet wurde.

Aus der vorstehenden Aufstellung geht hervor, daß wir E 605 zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Konzentrationen verwendeten. In der Anlage 3 (Spritztermin 30. 3. 1949) wurde außerdem mit Kupferkalk vermischt gespritzt. Zur Zeit der Spritzung befanden sich die Bäume der Anlagen 1, 2 und 4 in völliger Winterruhe, ebenso die Eier der o. a. Schädlinge. Nur in der Anlage 3 hatten sich die Knospenschuppen an der Spitze etwas gelockert und ließen die grünen Blattspitzen eben durchschimmern. In dieser Anlage waren auch die Blattläuse z. T. schon geschlüpft und saßen auf den Knospenspitzen, während Frostspanner und Apfelblattsauger noch nicht geschlüpft waren.

Die Auswertung erfolgte in zwei Etappen, und zwar

1. Ende April, kurz vor der Blüte, durch Auszählen der an 25 Blatt- bzw. Blütenbüscheln eines Baumes sitzenden Frostspannerräupchen, Blattläuse und Apfelblattsauger.
2. Ende Mai, also nach der Blüte,
 - a) bei Frostspannern durch Schätzen der prozentualen Fraßschädigung am Baum (0 % = kein Fraß, 100 % = Kahlfraß),
 - b) bei Blattläusen und Apfelblattsaugern durch Schätzen des prozentualen Befalls am Baum (0 % = kein Befall, 100 % = sehr starker Befall).

Die Ergebnisse der Versuche sind in nachfolgenden, im Text eingeschobenen Tabellen zusammengestellt:

Tabelle 1: Frostspannerbesatz nach zeitiger E 605 f-Spritzung in Anlage 1 (Spritztermin 20. 1. 1949)

Schädling	E 605 f 0,05 %ig	DOK (25 %) 2 %ig	OBK (Schweröl) 6 %ig	Unbehandelt
Anzahl der Frostspanner pro 125 Büschel	44	75	27	108
Frostspannerfraß	31 %	26 %	14 %	80 %

Aus allen Versuchen geht zunächst einmal klar hervor, daß E 605, im Winter im Freiland auf die Bäume gespritzt, den späteren Befall von Frostspannern, Blattläusen und Apfelblattsäugern ganz erheblich zu dezimieren vermag. Es soll hier zunächst bewußt nicht von „ovizider“ bzw. „ovolarvizider“ Wirkung des E 605 gesprochen werden, da eine solche Eigenschaft bei dieser Art der Versuchsauswertung nicht ohne weiteres erwiesen ist, obwohl nach früheren Laborversuchen (H o l z 1949) anzunehmen ist, daß tatsächlich die Eier selbst bzw. die auskriechenden Raupen nach Berührung mit dem E 605-Rückstand auf dem Ei oder am Baum zugrunde gegangen sind.

Nach den Ergebnissen der früheren Laboratoriumsversuche schrumpften Blattläuseier bald nach der E 605-Behandlung ein und entließen keine Läuse. Apfelblattsäugereier gingen 100%ig ein. Frostspannereier gingen je nach dem Behandlungstermin entweder sofort 100%ig ein (z. B. bei Behandlung im Januar mit 0,02%igem oder 0,04%igem E 605 und bei Behandlung im Februar nur noch mit 0,04%igem E 605) oder entwickelten sich normal weiter (z. B. bei der Märzbehandlung) und entließen nachher normale Räupchen, die z. T. weiterlebten und z. T. sich bei Durchbeißen der Eihülle infolge Berührung mit dem E 605-Rückstand vergifteten, im Ei steckenblieben und wie durch ein Fenster im Ei sichtbar waren.

Tabelle 2: Frostspanner-, Blattlaus- und Apfelblattsäugerbefall nach E 605 f-Spritzung in Anlage 2 (Spritztermin 24. 2. 1949)

Schädling	Anzahl der Schädlinge pro 125 Büschel und Fraß bzw. Befall in %			
	E 605 f 0,05 %	DOK (50 %) 1 %	OBK (Schweröl) 6 %	Unbehandelt
Frostspanner	10	2	6	44
	6 %	6 %	10 %	30 %
Blattläuse	0	14	3	526
	0 %	4 %	1 %	60 %
Apfelblattsäuger	2	9	1	741
	6 %	10 %	1 %	70 %

Wenn wir nun die Ergebnisse der Freilandversuche mit denen der Laboratoriumsversuche vergleichen, so ist eine gewisse Ähnlichkeit der Ergebnisse ohne weiteres erkennbar. Blattläuse und Apfelblattsauger reagierten auch im Freiland sehr deutlich auf die E 605-Winterspritzung und waren später im Verhältnis zum Besatz der ungespritzten Bäume fast völlig verschwunden. Nur beim Frostspanner lagen die Verhältnisse insofern anders, als die Abtötungsprozente nicht, wie bei den Laboratoriumsversuchen mit Verschieben des Behandlungszeitpunktes bis zum März, abnahmen, sondern umgekehrt zunahmen. Wir vermuteten damals auf Grund der im Laboratorium gewonnenen Ergebnisse, daß die Frostspannereier im frühen Stadium E 605-empfindlicher bzw. durchlässiger für dieses Gift seien als im späteren Stadium. Außerdem nahmen wir an, daß bei frühzeitiger E 605-Anwendung die lange und ungestörte Einwirkungsdauer unter den Laboratoriumsbedingungen zu einer erhöhten Mortalität der Eier beigetragen habe. Wie war es nun zu erklären, daß im Freiland die Ergebnisse umgekehrt ausfielen? Bei den E 605-Vergiftungen müssen wir zwischen Direktabtötung (ovizide Wirkung des Giftes) bei frühzeitiger Spritzung und Vergiftung der ausschlüpfenden Larven am Spritzrückstand auf dem Ei (ovolarvizide Wirkung) bei spät durchgeführter Spritzung unterscheiden. Dazu kommt bei den späten Spritzungen gegebenenfalls noch die Rückstandwirkung des noch am Baum haftenden Mittels. Betrachten wir nun die Ergebnisse der Freilandversuche unter diesem Gesichtswinkel, so werden uns die Differenzen ohne weiteres verständlich.

Tabelle 3: Frostspanner-, Blattlaus- und Apfelblattsaugerbefall bei spät und mit verschiedenen Konzentrationen durchgeführter E 605-Spritzung in Anlage 3 (Spritztermin 30. 3. 1949)

Schädling	Anzahl Schädlinge pro 125 Büschel und bei Frostspanner auch Fraß in %							
	E 605 f 0,01 %	E 605 f 0,02 %	E 605 f 0,03 %	DOK 1 % (50 %)	Hexa 0,3 %	DDT 1 %	DDT 2 %	Unbe- handelt
Frostspanner	19 16 %	22 4 %	20 2 %	17 10 %	45 32 %	102 54 %	77 42 %	137 52 %
Blattläuse	4	2	0	0	1	38	36	32
Apfelblattsauger	0	2	2	6	0	20	21	27

1. Bei der zeitigen Spritzung (Januar/Anfang Februar) dürfen wir auf Grund unserer Erfahrungen bei den Laboratoriumsversuchen mit einer hohen Ovizidwirkung rechnen, jedoch kaum schon mit einer ovolarviziden Wirkung. Die laut Tabellen 1 und 4 bei diesen Versuchen erhaltenen Abtötungsziffern von etwas über 50 % dürfen wir also allein auf das Konto „Ovizidwirkung“ des Mittels schreiben. Eine 100%ige Direktabtötung wie bei den Laboratoriumsversuchen konnte bei den Freilandversuchen wegen der ganz verschiedenen Bedingungen draußen von vornherein nicht erwartet werden.
2. Bei den Spritzungen in der 2. Hälfte Februar dürfen wir auf Grund der Laboratoriumsbedingungen ebenfalls noch mit einer starken Direkt-

abtötung rechnen, dazu hier aber sicher schon mit einer ovarialviziden Wirkung, also einer „Rückstandswirkung“, so daß die Gesamtabtötung in diesen Versuchen höher liegen mußte. Sie lag in Wirklichkeit laut Tabellen 2 und 4 auch etwas um 25 % höher als nach den Frühspritzungen.

3. Bei den März-Spritzungen kommt nach unseren Laboratoriumserfahrungen eine Direktabtötung überhaupt nicht mehr in Frage. Die hier laut Tabellen 3 und 4 erhaltene 85%ige Abtötung ist also allein auf eine verständlicherweise größere Rückstandswirkung der Mittel auf die bald nach dieser Behandlung ausschüpfenden Larven zurückzuführen. Wie bei den Laboratoriumsversuchen entgeht auch hier in allen Versuchen ein Rest der Larven der Giftwirkung und bleibt am Leben. Nebenbei sei noch bemerkt, daß der bei der letzten Versuchsserie verwendete Zusatz von Kupferkalk zum E 605 die Giftwirkung des E 605 nicht beeinträchtigt hat.

Tabelle 4: Frostspanner- und Blattlausbefall nach zeitlich verschieden durchgeführter E 605f-Spritzung in Anlage 4

Zeitpunkt der Spritzung	Schädling	Anzahl Frostspanner und Blattläuse auf 125 Büschel und bei Frostspanner außerdem Fraß in %		
		E 605 f 0,05 %ig	OBK (Schweröl) 3 %ig	Unbehandelt
I. Serie 4. 2. 49	Frostspanner	239	84	Frostspanner: Anzahl 497
	Blattläuse	68 % 0	58 % 0	
II. Serie 28. 2. 49	Frostspanner	158	54	Befall 86 % Blattläuse : Anzahl 469
	Blattläuse	52 % 10	62 % 0	
III. Serie 15. 3. 49	Frostspanner	50	243	
	Blattläuse	32 % 6	70 % 7	

Mit der Verminderung des Frostspannerbefalls geht auch in allen Versuchen eine Verminderung der Fraßschädigungen ungefähr parallel. Die in der Anlage 3 zur Anwendung gelangten verschiedenen E 605-Konzentrationen (0,01 %, 0,02 % und 0,03 %) zeigten in bezug auf die Frostspannerabtötung keine nennenswerten Unterschiede, dagegen hatten sie sich in bezug auf den Grad der Fraßverminderung dahingehend ausgewirkt, daß die niedrigste Konzentration eine Verminderung von etwa 70 %, die mittlere und die höhere Konzentration von 94 bzw. 96 % erbrachten.

Im ganzen geht aus den vorstehenden Versuchen hervor, daß der Zeitfaktor bei den Freilandversuchen mit E 605 von ganz besonderer Bedeutung ist. Dies wird noch dadurch unterstrichen, daß die drei zeitlich verschieden und an verschiedenen Orten angelegten Versuche (Versuche 1, 2 und 3) fast genau zu denselben Ergebnissen führten, wie der in einer Anlage (Anlage 4) durchgeführte Versuch.

Die DOK- und OBK-Mittel verhielten sich in allen Versuchen so, wie es für diese Mittel bekannt ist. Die OBK-Mittel entfalteten ihre größte Wirkung bei zeitiger Anwendung, die DOK-Mittel bei späterer Anwendung. Im ganzen waren beide zu ihren optimalen Wirkungszeiten dem E 605 kaum überlegen. Eine Mittelstellung nahm bei Anwendung Ende März das Hexamittel ein. Gegen Blattläuse und Apfelblattsauger befriedigte es sogar recht gut. Völlig unzureichend war dagegen in dieser Anwendungsserie gegen alle Schädlinge das DDT. Lediglich mit der Konzentration von 2 % gelang es, den Frostspannerbefall etwa auf die Hälfte herabzudrücken.

Abschließend sei noch besonders hervorgehoben, daß wir auf Grund der vorstehend beschriebenen positiven Ergebnisse mit E 605 gegen das Winterstadium drei wichtiger Obstbaumschädlinge auf keinen Fall die Absicht haben, das Mittel nun als Winterspritzmittel für den Obstbau hinzustellen. Wir können uns nicht ohne weiteres der Ansicht Lindens (1949) anschließen, der die OBK- bzw. DOK-Spritzung durch eine E 605-Spritzung ersetzen möchte, da, wie er sagt, das E 605 nach Aufbringen auf Baumrinde seine Dauerwirkung behalten soll und die im Winter im Ruhestadium liegenden Insekten, wie Apfelblütenstecher, Blattsauger, Blattläuse, Frostspanner und Goldafterraupen, abtöten soll. Leider lag uns die Lindensche Arbeit nur im Referat vor, so daß uns nicht klar ist, ob seine Behauptungen auf Versuche basieren oder lediglich hypothetischer Natur sind. Wir nehmen letzteres an. Denn soweit ist das Problem noch nicht gelöst und auch nicht so schnell zu lösen. Für uns hatten die Versuche mehr akademische Bedeutung und waren lediglich in Fortsetzung der Laboratoriumsversuche als Beitrag zur Klärung der prinzipiellen Frage „Ovizid- bzw. Ovolarvizid-Wirkung von E 605“ gedacht. Die Ergebnisse dürften jedoch zu denken geben und vielleicht auch Anlaß zu weiteren Versuchen, gegebenenfalls auch bei anderen Schädlingen.

Literatur-Verzeichnis

1. Grob 1949 Die Möglichkeiten der Bekämpfung der Obstbaumspinnmilben. Sep. aus der Schweizer Zeitschrift für Obst- und Gemüsebau.
2. Holz 1949 Wirkung des E 605 f auf Eier verschiedener Insekten. Anzeiger für Schädlingskunde, Heft 9, 1949, S. 134—138.
3. Linden, F. 1949 E 605, das neue Pflanzenschutzmittel. Deutsche Baumschule 1. 1. Lieferung, 7—8, Aachen 1949. Ref. in Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten (Pflanzenpathologie) und Pflanzenschutz, 56. Band, Jahrgang 1949, Heft 3/4, S. 160.
4. Speyer, W. 1949 Beitrag zur Bekämpfung des Pferdebohnenkäfers *Bruchus rufimanus* Boh. Nachrichtenblatt der Biologischen Zentralanstalt Braunschweig, Nr. 1, 1949, S. 7—8.

Ist die Winterspritzung entbehrlich?

Liebster: Gartenwelt 50 (1950), Nr. 1, S. 10—12

Der Obstbau ist neben dem Wein- und Hopfenbau eine der pflanzen-schutzintensivsten Kulturen der Bodennutzung. Ein Blick auf die derzeit empfohlenen Spritzpläne des In- und Auslandes zeigt, daß es zur Gewinnung qualitativ und quantitativ hochwertiger Ernten notwendig ist, in einer ununterbrochenen Folge von Spritzungen den pilzlichen und tierischen Schädlingen entgegenzutreten. Es werden im Auslande bis zu 10 Spritzungen bei Äpfeln empfohlen und auch durchgeführt, d. h. von Mitte März bis Anfang August folgt in etwa 14tägigen Abständen eine Spritzung der andern. Die deutschen Spritzpläne enthalten meist 6 Spritzungen, es wird also etwa alle 3 Wochen gespritzt. Daraus ergibt sich, daß die Schädlingsbekämpfung für den Obstbau arbeits- und materialmäßig eine notwendige, aber schwere Belastung darstellt. Eine wichtige Aufgabe der Schädlingsbekämpfungsforschung muß es daher sein, den obstbaulichen Pflanzenschutz zu verbilligen, und zwar durch eine Verbesserung des Wirkungsgrades der einzelnen Maßnahmen sowie durch eine Vereinfachung oder Reduzierung des gesamten Arbeits- und Materialvolumens. Verbesserung und Verbilligung des obstbaulichen Pflanzenschutzes ist aber weitgehend eine Frage der Bekämpfungsmittel. Neue Bekämpfungsmittel stellen erst dann einen technischen Fortschritt dar, wenn sie diese Eigenschaften der Verbesserung und Verbilligung besitzen, sonst sind sie lediglich Neuerungen, die mit einem weiteren neuen Phantasienamen dem Praktiker lediglich die Übersicht erschweren.

Durch seine große Wirkungsbreite wurde mit dem E 605 dem Obstbau ein wertvolles Hilfsmittel in die Hand gegeben. Es lag die Frage nahe, ob dieses Mittel in der Lage sei, nunmehr auch eine Vereinfachung und Verbilligung der Schädlingsbekämpfung im Obstbau einzuleiten. Bereits in einem Vortrage vor Obstbauern stellte Ref. im Juli 1947 (H-Briefe 1, 1948) diese Frage kurz zur Diskussion. Schon damals lagen experimentelle Belege dafür vor, daß E 605 möglicherweise befähigt sei, die Winterspritzung zu ersetzen. Allerdings gestatteten die kurzfristigen, erst über eine Vegetationsperiode laufenden Beobachtungen nicht, mehr als eine kurze Andeutung auszusprechen. Heute verfügen wir über dreijährige breite Erfahrungen in unserer Plantage mit genauen zahlenmäßigen Unterlagen. Hinzu kommen zweijährige Beobachtungen in einer unweit von Höfchen gelegenen Anlage und am Niederrhein. Weitere Erfahrungen in verschiedenen Teilen Deutschlands bestätigen, daß der Weg, die Winterspritzung zu ersetzen, mit großer Wahrscheinlichkeit gangbar sein dürfte. Sie führten zur Aufstellung des Höfchen-Planes.

Liebster berichtet in der oben genannten Publikation über seine breiten Erfahrungen bei der gleichen Fragestellung. Das wiedergegebene Versuchsmaterial und die daraus gezogenen Folgerungen laufen absolut parallel mit unseren Feststellungen. Liebster stellt heraus, daß ohne Beeinträchtigung des insektiziden Effektes durch den Einsatz von E 605 in den beiden Vorblütenspritzungen die Winterspritzung weggelassen werden kann.

Im Anschluß an die Wiedergabe der Versuchsergebnisse befaßt sich Liebster dann mit den Einwänden, die gegen eine Spritzfolge ohne Winterspritzung vorgebracht werden:

1. Geschäftliche Interessen. Dieser Punkt interessiert in einer sachlichen Diskussion nur insofern, als Liebster herausstellt, daß die in Rede stehende Spritzfolge nur für bestimmte Betriebe, nämlich die fortschrittlich arbeitenden, gedacht ist, also für Betriebe, die so organisiert sind, daß eine termingerechte Durchführung der Vorblütenspritzung gewährleistet ist. Diese Voraussetzung schränkt die neue Spritzfolge auf eng umgrenzte Bedingungen zunächst einmal ein.
2. Die neue Spritzfolge setzt zwei Vorblütenspritzungen voraus; jedenfalls ist bisher der Nachweis, daß man mit einer Vorblütenspritzung auch die Winterspritzung fortlassen kann, noch nicht erbracht. Vorerst kommt die Spritzfolge nur für Gebiete in Frage, denen die Entwicklungsgeschwindigkeit der Obstbäume zwei Vorblütenspritzungen durchzuführen gestattet.
3. Nebenwirkungen der Winterspritzung, Austriebsverzögerung und Vernichtung von Moosen und Flechten: Die „Vorteile“ der Winterspritzung, nämlich die Austriebsverzögerung und damit Verminderung der Fusikladiumerstinfektion werden von Liebster bestritten. (Ref. vermißt im übrigen für diese Behauptung experimentelle Belege.) Er bezweifelt vielmehr, daß die die Austriebsverzögerung bewirkenden tiefen Eingriffe in die natürliche Entwicklung des Baumes in letzter Konsequenz als Vorteile zu werten sind.

Was die Beseitigung von Moosen und Flechten anbetrifft, so liegt in gepflegten Anlagen hierfür bestenfalls gelegentlich eine Notwendigkeit vor. Inwieweit hier auch die hohen Kupferkonzentrationen der ersten Vorblütenspritzung ausreichend sind, müßte geprüft werden. (Ref.)

4. Bienengefährdung: Eine solche ist nur gelegentlich bei besonderen Bestandsverhältnissen denkbar (Gemisch von Kern- und Steinobst). Praktisch schalten diese Gefahren aus.
5. Kosten: Die neue Spritzfolge ist, wie Liebster nachweist, nicht nur nicht teurer, sondern sogar billiger.

Es ergibt sich also, daß die weitere Prüfung, ob die Winterspritzung durch zwei Vorblütenspritzungen ersetzt werden kann, nicht nur gerechtfertigt, sondern sogar erforderlich ist. Wenn bisher die Winterspritzung generell als notwendig angesehen wurde, so bedeutet das doch nicht, daß das so bleiben muß.

Dr. Unterstenhöfer

